# ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG:

## ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

IV. BAND (XI., XII., XIII. HEFT).

# ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

# ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

**FR. MERKEL** UND **R. BONNET**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN.

## ERSTE ABTEILUNG.

## ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN

**IV. BAND** (XI., XII., XIII. HEFT).

MIT 40 TAFELN.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1894.

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

# Inhalts-Verzeichnis.


**XI. Heft** ausgegeben im April 1894 — Seite

E. Zuckerkandl, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes (I. Teil.) Mit 38 Figuren auf Taf. I/VIII und 12 Textfiguren . . . . . 1

E. Zuckerkandl, Über die Obliteration des Wurmfortsatzes beim Menschen. Mit 20 Figuren auf Taf. IX/XII u. 3 Textfiguren 99

R. Disselhorst, Der Harnleiter der Wirbeltiere. Mit 18 Abbildungen auf Taf. XIII/XV . . . . . 127

**XII. Heft** ausgegeben im Juli 1894

T. Zaaijer, Die Persistenz der Synchondrosis condylo-squamosa am Hinterhaupte des Menschen und der Säugetiere. Mit 13 Abbildungen auf Tafel XVI/XVIII . . . . . 193

Georg Lotheissen, Über die Stria medullaris thalami optici und ihre Verbindungen. Mit 6 Figuren auf Tafel XIX/XX und 4 Figuren im Text . . . . . 225

Johannes Rückert, Zur Eireifung bei Copepoden. Mit 39 Abbildungen auf Tafel XXI/XXV . . . . . 261

**XIII. Heft** ausgegeben im August 1894

M. Lavdowsky, Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. Hierzu Tafeln XXVI/XXXI . . . . . 353

Ferdinand Blum, Die Schwanzmuskulatur des Menschen. Hierzu Tafel XXXII/XXXVII . . . . . 447

A. Kiersnowski, Regeneration des Uterusepithels nach der Geburt. Hierzu Tafel XXXVIII/XL . . . . . 479


1 & 7 4 4

Aus dem K. K. Anatomischen Institut zu Wien.

# ZUR
# ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
## DER
# ARTERIEN DES VORDERARMES.

(1. TEIL.)

VON

**PROF. DR. E. ZUCKERKANDL,**

WIEN.

*Mit 38 Figuren auf Taf. I/VIII und 12 Textfiguren.*

Unsere Literatur ist sehr reich an kasuistischen Mitteilungen über die Varietäten der Vorderarmarterien des Menschen. Weniger ergiebig erweist sich dagegen die Ausbeute, wenn man nachforscht, wie und auf welcher Grundlage die Autoren die Verschiedenheiten in der Verzweigungsform zu erklären versuchten. Nur wenige Schriften, wie die von W. Krause, Duvernoy, Ruge und teilweise auch jene von W. Gruber machen hiervon eine Ausnahme, während die Abhandlungen anderer, namentlich der älteren Autoren für unseren Gegenstand kaum verwertbar sind, weil sie zumeist keine Angaben über die Lage der Arterien zu den umliegenden Muskeln und Nerven enthalten.

Die Varietäten der menschlichen Vorderarmarterien teilen sich in zwei Gruppen, deren eine die Rückschlagsbildungen enthält und verständlicher ist als die zweite Gruppe, welcher zuweilen höchst barocke Arterienformationen angehören.

Um feststellen zu können, inwieweit man berechtigt sei, gewisse Varietäten atavistisch zu deuten, musste erst durch eine systematische Untersuchung der Säugetiere eine breitere Grundlage geschaffen werden, denn die fragmentarischen Beschreibungen der Verhältnisse bei den Tieren, wie sie in vielen Werken vorliegen, sind wegen der ihnen anhaftenden Mängel kaum zu benützen. Wir würden wenig verloren haben, wenn diese Beschreibungen unterblieben wären.

Da die topischen Beziehungen der Gefässe nur ausnahmsweise Beachtung fanden, wurde die Terminologie in rücksichtsloser Weise missbraucht. Bezeichnungen wie: Arteria ulnaris, Arteria radialis, die doch der menschlichen Anatomie entnommen sind und deshalb bei Tieren nur homologen Gefässen beigelegt werden sollten, sind ganz unpassend angewendet worden; es führen oft Gefässe, die nicht die entfernteste Beziehung zueinander haben, gleiche Namen. Um die Zerfahrenheit der herrschenden Ansichten zu charakterisieren, um zu zeigen, welch' heillose Verwirrung in der Nomenklatur besteht, genügt es wohl an dieser Stelle hervorzuheben, dass z. B. die Arteria mediana bald als Radialis, bald als Ulnaris, bald als fortgesetzte Armarterie bezeichnet wird.

Die vergleichende Betrachtung hat überdies ergeben, dass unsere Auffassung von der Verzweigung der Brachialis beim Menschen nicht aufrecht erhalten werden könne; es ist, wie dies auch die Entwickelung bestätigt, verfehlt, das zwischen der Radialis und der Interossea befindliche Stück der Armschlagader als Arteria ulnaris zu bezeichnen. Die Entwickelungsgeschichte hat des weiteren für die frühen Stadien eine auffallende, zur späteren Verschiedenheit der Arterientypen in grellem Gegensatze stehende Gleichartigkeit der Formen aufgedeckt, ferner für gewisse Anomalien den Beweis erbracht, dass keine zufälligen, Tierbildungen nachahmenden Formen, sondern wirkliche Rückschläge vorliegen.

Den aufgezählten Momenten entsprechend, zerfällt diese Schrift im wesentlichen in zwei Abschnitte, von welchen der eine die vergleichende Anatomie, der andere die Entwickelungsgeschichte behandelt.

Über die Vorderarmarterien der Vögel und Reptilien werde ich ein andermal berichten.

## A. Vergleichende Anatomie der Vorderarmgefässe.

### Monotremen.

Über die Vorderarmarterien der Monotremen liegen Beschreibungen von J. Hyrtl[1]) vor. Bei

Echidna setosa

hält sich nach dem genannten Autor die Arteria brachialis an die äussere Seite des Oberarmes und passiert den Zwischenraum, durch welchen der Skapularkopf des Triceps von dem Oberarmkopfe dieses Muskels getrennt wird. „Sie wäre somit richtiger als Profunda brachii bei fehlender Brachialis zu deuten."

Am Vorderarme soll eine Arteria radialis und eine A. ulnaris vorhanden sein; doch ist es unmöglich, sich über die Homologie dieser Gefässe zu orientieren, da die Topographie derselben ganz unberücksichtigt geblieben ist. Von der Radialis heisst es nur, dass sie sich zum Handrücken begebe.

Die als Ulnaris bezeichnete Arterie lässt Hyrtl von der Radialis abzweigen und unterhalb der Beuger zu dem Condylus internus humeri gelangen. Aus ihr sollen dann vier Äste hervorgehen, die sich teils als Begleiter der Arteria radialis zugesellen, teils, durch gabelige Teilung sich vermehrend, ein aus sechs bis acht Gefässen bestehendes Bündel bilden, welches gegen die Hohlhand herabsteigt. Doch geht nur eines derselben, das stärkste, in die Hohlhand über, um hier den Arcus superficialis herzustellen.

Die Ursprungsart des von Hyrtl als Ulnaris angeführten Gefässes spricht gegen die Berechtigung dieser Bezeichnung, ebenso der Umstand, dass, wie wir bald sehen werden, eine

---

[1]) Das arterielle Gefässsystem d. Monotremen. Denkschrift d. kaiserl. Akad. Bd. 5. Wien 1853.

Ulnaris, die imstande wäre, einen Hohlhandbogen zu bilden, bei den Quadrupeden überhaupt nicht vorkommt.

Ornithorhynchus paradoxus.

J. Hyrtl's eben citierte Monographie enthält auf Tafel III eine Abbildung der Armarterien dieses Tieres, aus welcher mit grosser Wahrscheinlichkeit hervorgeht, dass das Schnabeltier eine Arteria mediana besitzt. Die bezügliche Beschreibung lautet: „Die Arteria brachialis .... gelangt in Begleitung des Mediannerven zu den verwachsenen Vorderarmknochen, wo sie an der Innenseite der Insertionsstelle des Biceps weiter zieht", um sich in der Palma in den Arcus volaris sublimis aufzulösen. —

Resumé: Da ich selbst keine Gelegenheit hatte, die Vorderarmarterien der Monotremen aus eigener Erfahrung kennen zu lernen, so bin ich darauf angewiesen, aus den Angaben Hyrtl's Schlüsse zu ziehen. Hiernach ist es sehr wahrscheinlich, dass bei beiden Vertretern der Monotremen eine Arteria mediana als Hauptgefäss des Vorderarmes fungiert.

Marsupialier.

(Taf. I. II, Fig. 1.)

Über die Armgefässe der Beuteltiere fand ich Bemerkungen in den Schriften von G. Cuvier[1]), J. F. Meckel[2]), Barkow[3]) und J. Hyrtl[4]) vor.

Nach Cuvier teilt sich die Arteria brachialis beim Känguruh sowie bei den meisten anderen Beutlern in der Mitte des Oberarmes in eine Radialis und Ulnaris. Barkow bezeichnet bei Halmaturus giganteus fälschlich ein Gefäss als Arteria ulnaris, welches richtiger Arteria mediana genannt werden sollte. Dagegen ist die Arteria radialis superficialis korrekt dar-

1) Leçons d. Anatomie. Tom VI.

2) System d. vergleichenden Anatomie, Bd. 5. Halle 1831.

3) Comparative Morphologie. Taf. 62, Fig. 4. Breslau 1862.

4) Neue Wundernetze u. Geflechte etc. Denkschr. d. kaiserl. Akad. Bd. 22. Wien 1864.

gestellt. So will ich nämlich eine typische Arterie nennen, die oberhalb des Ellbogengelenkes aus der Brachialis hervorgeht und mit dem radialen Hautaste auf den Handrücken herabzieht (Taf. I/II, Fig. 6, 9 u. 10; Taf. III/IV, Fig. 1 u. 7 *r, s*). Meckel erwähnt bloss, dass die Brachialis sich in der Gegend des Ellbogengelenkes in die Radialis und in die Ulnaris teile.

Die Armgefässe von Halmaturus Parii hat J. Hyrtl[1]) beschrieben.

Nach seiner Angabe passiert bei diesem Tiere die Arteria brachialis einen Canalis supracondyloideus und verläuft am Vorderarme in Begleitung des Nervus medianus als Arteria mediana zur Hohlhand hinab, wo sie sich in die Arteriae digitales auflöst. Auch eine Ulnaris und eine Radialis sollen vorhanden sein; beide sind unahnsehnlich und entspringen aus der Brachialis; erstere nimmt nicht unter sondern auf den Vorderarmmuskeln gelagert ihren Weg, die Radialis anastomosiert mit einem Aste der Arteria mediana.

Hyrtl's Bezeichnungen der Vorderarmarterien sind mit Ausnahme jener der Mediana zu verwerfen; eine Arterie, die oberflächlich auf dem gemeinsamen Flexorenkopfe lagert, kann nicht der Ulnaris entsprechen, und das Gleiche gilt für das als Radialis angeführte Gefäss. Viel wahrscheinlicher ist, dass es sich hinsichtlich des letzteren um eine Arteria radialis superficialis handelt. Ferner ersehe ich aus der auf Taf. VI, Fig. 1 vorliegenden Abbildung, dass die Arteria mediana einen Ramus mediano-radialis (das mit *h* bezeichnete Gefäss der Figur) entsendet; darunter verstehe ich jenen Zweig der Mediana, der in die distale Hälfte der Radialrinne gebettet verläuft und hierauf unter der Sehne des Abductor pollicis zum Handrücken zieht, um schliesslich im Rete dorsale zu endigen,

---

[1]) Denkschr. d. kais. Akad. Wien 1864.

im ersten, beziehungsweise im zweiten Interstitium metacarpeum zu verlaufen oder perforierend in die Hohlhand einzutreten. (Taf. I/II, Fig. 6; Taf. III/IV, Fig. 4 *m*, *r*.)

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf die Vorderarmarterien von Macropus giganteus, Macropus thetidis, Phascolomys Wombat und Halmaturus Benetti.

Macropus giganteus (junges Tier).

(Taf. I. II, Fig. 1.)

Die Arteria brachialis passiert in Begleitung des Nervus medianus den Canalis supracondyloideus. Im Ellbogenbuge liegt die Arterie hinter dem Nerven. Tiefer unten giebt sie einen rekurrierenden Zweig für die Muskeln und für das Gelenk, dann die Arteria interossea communis ab und geht hierauf in eine Arteria mediana (*m*) über. Diese lagert auf den Fingerbeugern und dringt in steter Begleitung des Nervus medianus in die Vola manus ein, wo sie sich gleich dem Nerven zunächst in vier Digitalzweige auflöst.

Diese dem Arcus volaris sublimis entsprechende Gefässformation will ich, trotzdem hier, wie in allen folgenden Fällen, ein arkadenartiger Abschluss der Arterie nicht zustande kommt, doch als oberflächlichen Hohlhandbogen bezeichnen, weil, wie wir sehen werden, ihre Homologie mit dem Arcus sublimis der menschlichen Hand keinem Zweifel unterliegt.

Hinsichtlich der Topik des Nervus medianus habe ich nachzutragen, dass der Nerv distal an der dorsalen Seite der Arteria mediana gelagert ist.

Die Arteria ulnaris ist rudimentär.

Eine Radialis, wie sie der Mensch besitzt, ist nicht vorhanden, wohl aber die Arteria radialis superficialis. Diese zweigt etwa 2 cm oberhalb des Canalis supracondyloideus von der Brachialis ab, sendet starke Äste dem Biceps zu und eilt hierauf in Begleitung des radialen Hautastes auf den Handrücken hinab.

An einem zweiten, ganz ausgewachsenen Riesenkänguruh entspringt die Radialis superficialis in gleicher Höhe mit der Profunda brachii aus der Armschlagader und zieht, in einer Länge von 4 cm vor dem Mediannerven gelagert, gegen den Unterarm herab.

Arteriae interosseae. Die Interossea externa ist schwach, durchbohrt typisch die Membrana interossea und geht unmittelbar oberhalb der Interossea interna von der Brachialis ab. Die innere Zwischenknochenschlagader (*i, i*) ist kräftig entwickelt und verläuft an der volaren Seite des Unterarmes, zwischen den beiden Vorderarmknochen gelagert, zur Hand. Am distalen Ende des Unterarmes spaltet sie sich in drei Äste: in einen Ramus ulnaris, einen Ramus radialis (*r, d*), der die Radiusepiphyse quert und unter der Sehne des Abductor pollicis hindurchtritt, um den Handrücken zu erreichen. (Dieses Stück des Gefässes dürfte der entsprechenden Partie der Radialis des Menschen homolog sein.) Der dritte Ast, Ramus dorsalis, durchsetzt den Spalt zwischen den distalen Epiphysen des Radius und der Ulna und gelangt gleichfalls auf den Handrücken.

Phascolomys Wombat.

Das Vorderarmstück der Arteria brachialis setzt sich nach Abgabe der Arteria interossea communis und in Begleitung des Nervus medianus als Mediana in die Vola manus fort, wo es in den oberflächlichen Hohlhandbogen übergeht.

Der Nerv liegt proximal an der medialen, distal an der dorsalen Seite der Arterie.

Die Mediana giebt ab:

a) einige starke Muskeläste,

b) einen Ramus mediano-radialis, der anfangs vom Pronator teres gedeckt herabzieht und in die Arteria radialis superficialis inosculiert. Das letztere Gefäss geht oberhalb des Ellbogengelenkes aus der Brachialis hervor, kreuzt das untere Ende des Biceps an der volaren Seite und folgt nun getreu der Verzweigung des radialen Hautnerven und der Vena cephalica. Am

distalen Ende des Vorderarmes, wo die genannte Vene sich aus mehreren Wurzeln entwickelt, spaltet sich auch die Radialis superficialis in mehrere Äste, und zwar in der Weise, dass jeder Venenzweig von zwei Arterien begleitet wird. Die aufgezählten Arterien- und Venenäste ramifizieren sich vorwiegend an der volaren und an der dorsalen Seite des ersten Fingers. Die Arteria ulnaris ist rudimentär.

Arteriae interosseae. Die Arteria interossea interna ist kräftig entfaltet und wird von dem sich bis nahe an das Ellbogengelenk emporerstreckenden Musculus pronator teres bedeckt. Die Interossea externa entspringt an der Wurzel der Interossea interna und verläuft in typischer Weise. —

Bei Halmaturus Benetti und Macropus thetidis verhalten sich die Gefässe des Vorderarmes ähnlich wie bei den bisher beschriebenen Beutlern; nur zieht bei dem ersteren der Stamm der Radialis in der gleichnamigen Rinne herab und tritt unter dem Abductor pollicis auf den Handrücken über, während bei Macropus thetidis wieder die Ulnaris besser entfaltet ist als bei den anderen Marsupialiern. —

Resumé: Die Beuteltiere führen als Hauptgefäss des Vorderarmes eine Arteria mediana. Die Ulnaris ist rudimentär, die Speichenschlagader tritt als Radialis superficialis auf; ein Ramus mediano-radialis ist in modifiziertem Zustande vorhanden.

## Edentaten.

(Taf. I. II, Fig. 2 und 3.)

Über die Vorderarmarterien der Edentaten liegen namentlich von J. Hyrtl[1]) Beschreibungen vor, die sich auf Dasypus novemcinctus, Bradypus torquatus, Manis Macrura, Myrmecophaga Tamandua und Chlamydophorus truncatus erstrecken.

---

[1]) Beitr. z. vergl. Angiologie. Denkschr. der kaiserl. Akad. Bd. 6. Wien 1854.

Am Vorderarme von Dasypus novemcinctus findet sich nach Hyrtl eine Arteria ulnaris, sowie eine in ein Geflecht aufgelöste Arteria radialis. Das als Ulnaris bezeichnete Gefäss ist aber die Mediana; auch die Deutung des Radialgeflechtes ist falsch, denn dieses liegt oberflächlich auf den Vorderarmmuskeln.

Für Manis Macrura gilt das eben von Dasypus Gesagte.

Auch Bradypus scheint eine Mediana zu besitzen. Eine Orientierung fällt jedoch schwer, da Hyrtl die Topik der Vorderarmarterien nicht beachtet hat. Die meisterhaft angefertigte Abbildung ist nur für die Charakteristik der Arteriengeflechte verwertbar.

Fälschlich bezeichnet Hyrtl bei Myrmecophaga Tamandua ein Gefäss als Arteria radialis, welches oberflächlich auf den Vorderarmmuskeln lagert. Er lässt ferner eine Arteria ulnaris in Begleitung des Mediannerven den Canalis supracondyloideus passieren. Jenes Gefäss des Unterarmes, welches Hyrtl, wenn auch nur teilweise, für die Ulnaris hält, ist wahrscheinlich eine Arteria mediana. Ein auf Taf. 8, Fig. 2 mit *r* bezeichnetes Gefäss, welches Hyrtl Ramus dorsalis arteriae ulnaris nennt, dürfte dem Ramus mediano-radialis homolog sein.

Auch Chlamydophorus truncatus[1]) Tier scheint eine Arteria mediana zu besitzen. Hyrtl's Beschreibung lautet: Arteria brachialis, quae per tantam ramorum collateralium jacturam, ad moderatam teneritudinem redacta erat, una cum nervo mediano foramen (potius canalem) supracondyloideum permeat, et inter musculorum antibrachii fines palmae advehitur in arterias digitales abitura. Von einer Arteria ulnaris spricht Hyrtl nicht, wohl aber von einer Radialis, die aus der Arteria collateralis ulnaris hervorgehen soll.

Ich selbst kann aus eigener Beobachtung bloss über die Vorderarmarterien von

---

[1]) Hyrtl, Chlamydophori truncati cum Dasypode gymnuru exam. anat. Denkschr. d. kaiserl. Akad. Bd. 9. Wien 1855.

Dasypus novemcinctus
(Taf. I. II, Fig. 2 und 3)

berichten. Zunächst fällt an meinem Präparate auf, dass die meisten Arterien des Armes, auch die tiefliegenden und insbesondere die Muskelzweige Geflechte bilden (Fig. 2); am Vorderarme finden sich drei oberflächliche Geflechte, die aus der Arteria brachialis unmittelbar vor deren Eintritt in den Canalis supracondyloideus abzweigen, und von denen jedes sich aus sechs bis neun parallel laufenden Ästen zusammensetzt. Der Lage nach kann man ein radiales (Fig. 2, *r*, *s*), ein ulnares und ein zwischen beiden gelagertes mittleres Geflecht unterscheiden. Ich vermute, dass diese Plexus in Begleitung der Hautnerven und Hautvenen verliefen; wegen des schlechten Zustandes des Präparates konnte jedoch das wirkliche Verhalten nicht eruiert werden.

Von Hauptstämmen habe ich am Unterarme bloss eine Arteria mediana angetroffen (Fig. 3 *m*), die, nebenbei bemerkt, von einem astarmen Arteriengeflechte begleitet wird, welches schliesslich in den Muskelbäuchen der Flexores digitorum verschwindet. Ihre proximale Hälfte lagert an der radialen, die distale Hälfte an der volaren Seite des Nervus medianus. In der Hohlhand angelangt, löst sich die Mediana in den oberflächlichen Gefässbogen auf.

Die Arteria ulnaris ist rudimentär.

Die typische Radialis fehlt, doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass das oberflächliche radiale Geflecht (Fig. 2, *r*, *s*) der Arteria radialis superficialis entspreche.

Arteriae interosseae. Im Canalis supracondyloideus zweigt von der Arteria brachialis ein Geflecht ab, welches sich in die gleichfalls plexusartig entwickelte Interossea interna verlängert (Fig. 3 *i*, *i*). Die Interossea externa geht aus der Interossea interna hervor, ist gleichfalls in einen Plexus aufgelöst und verläuft in typischer Weise.

Über die tiefliegenden Gefässe der Hohlhand kann ich nicht berichten, da die Injektion nicht so weit vorgedrungen war. —

Resumé: Als Hauptgefäss des Vorderarmes fungiert bei den Edentaten eine Arteria mediana. Interosseae sind vorhanden. Die Ulnaris ist rudimentär. Die typische Radialis fehlt; dagegen scheint die Radialis superficialis und der Ramus mediano-radialis vorzukommen. Die Vorderarmarterien der Edentaten stimmen demnach im wesentlichen mit jenen der Beutler und wahrscheinlich auch mit jenen der Monotremen überein.

## Nager.

(Taf. I. II, Fig. 4—6.)

Über die Armgefässe der Nager haben J. F. Meckel[1]) J. C. L. Barkow[2]), H. Stannius[3]) und W. Krause[4]) berichtet. Meckel bemerkt in seinem Handbuche, dass bei den meisten Nagern die Arteria brachialis im Bereiche des Ellbogengelenkes in die Radialis und Ulnaris zerfalle.

Barkow beschreibt die erwähnten Gefässe beim Eichhörnchen, beim Hamster und bei Arctomys Citillus. Beim Eichhörnchen giebt die Arteria brachialis in der Plica cubiti zuerst eine schwache Ulnaris, dann die Interossea ab und setzt sich hierauf als Radialis fort. Beim Hamster zweigt am unteren Teile des Oberarmes die Radialis ab, hierauf folgt die Ulnaris und als letztes Gefäss die Interossea. Bei Arctomys geht in der Plica cubiti aus der Brachialis eine sehr schwache Ulnaris hervor; weiter unten entspringt die Interossea und erst über der Mitte des Vorderarmes die Radialis.

Stannius lässt bei Mus decumanus und bei Cavia cobaya

---

1) l. c.

2) Disquis. recent. de arteriis mammal. et avium. Acta acad. Leop. Carol. nat. cur. Vol. XX.

3) Lehrbuch d. vergleich. Anatomie d. Wirbeltiere. Bd. 2. Berlin 1846.

4) Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1884.

die Brachialis erst in der Mitte des Vorderarmes in die Radialis und Ulnaris zerfallen.

W. Krause beschreibt ausführlich die Armarterien des Kaninchens. Aus seinen Angaben entnehme ich nachstehende Details: Etwa 1 cm unterhalb der Ellbogengrube spaltet sich die Brachialis in die A. radialis und ulnaris. Die Arteria radialis giebt eine starke Recurrens ab, verläuft an der ulnaren Seite des Nervus medianus und gelangt, „an dessen Dorsalseite sich erstreckend, an seine radiale Seite". Sie liegt am unteren Drittel des Vorderarmes, nur von der Fascie bedeckt, zwischen der Sehne des Flexor carpi radialis und dem Radius.

Die Arteria ulnaris giebt unmittelbar nach ihrem Ursprunge die Interossea sowie die Recurrens ab und verläuft vom distalen Ende des oberen Dritteiles des Vorderarmes an ganz oberflächlich, nur von der Fascia antibrachii bedeckt.

Die Interossea zieht im Interstitium interosseum an der Volarseite des Vorderarmes bis zur Handwurzel herab.

Meine eigenen Untersuchungen betreffen die Vorderarmarterien von Myopotamus coypu, dann jene des Kaninchens, des Meerschweinchens, der Ratte und der Maus.

### Kaninchen.

(Taf. I. II, Fig. 4 und 5.)

Die Brachialis spaltet sich, nachdem sie zunächst eine Radialis abgegeben, im Bereiche der Plica cubiti in einen oberflächlichen und einen tiefliegenden Ast (Fig. 4); ersterer ist die Mediana, letzterer der Truncus interosseo-ulnaris.

Als Hauptgefäss des Vorderarmes findet man beim Kaninchen eine Arteria mediana (Fig. 4 *m*), die in Begleitung des Nervus medianus zur Palma herabzieht und den oberflächlichen Hohlhandbogen bildet. Die proximale Hälfte des Nerven liegt vor- und ulnarwärts, die distale Hälfte dorsalwärts von der Arterie. Unterhalb der radialen Anheftung des Pronator teres

zweigt von der Arteria mediana ein Ramus mediano-radialis ab (Fig. 4 *m*, *r*), der in typischer Weise verlaufend im Rete dorsale endigt.

Oberhalb des Abganges der Mediana entwickelt sich von dem Stamme der Brachialis die Recurrens ulnaris.

Die Arteria radialis superficialis ist rudimentär.

Der Truncus interosseo-ulnaris setzt sich direkt in die Interossea interna fort und giebt der Reihe nach die Interossea externa und die Ulnaris ab (Fig. 5).

Die Ulnaris ist sehr mangelhaft entwickelt; sie anastomosiert mit dem distalen Ende der Interossea interna (Fig. 5).

Arteriae interosseae. Die Interossea interna ist kräftig entwickelt (Fig. 5, *i*, *i*); sie schickt einen Ast ab, der ulnarwärts ablenkt, während der Hauptstamm selbst die Syndesmose zwischen den distalen Epiphysen des Radius und der Ulna durchsetzt, um den Handrücken zu erreichen.

Der eben erwähnte ulnare Zweig der Interossea interna anastomosiert mit der Ulnaris (Fig. 5 *u*) und tritt hierauf, an die mediale Seite des Os pisiforme gelagert und von der Muskulatur des fünften Fingers bedeckt, in die Tiefe der Hohlhand. Hier bildet er, sich unter die Musculi interossei einbettend, den tiefliegenden Bogen.

Die Interossea externa verläuft in typischer Weise (Fig. 5 *i*, *e*).

### Cavia cobaya.

Die typisch gelagerte Arteria brachialis geht am Vorderarme in eine Mediana über, welche proximal an der radialen, distal an der volaren Seite des Nervus medianus verläuft, und in der Vola manus angelangt, den oberflächlichen Arterienbogen bildet. Unterhalb der Mitte des Vorderarmes zweigt von ihr der Ramus mediano-radialis ab.

Eine Arteria radialis superficialis ist vorhanden.

Arteria ulnaris. Eine im weiteren Verlaufe dem Nervus

ulnaris folgende Arterie entspringt mit der Recurrens ulnaris aus einem Truncus communis.

Die Interosseae verhalten sich wie beim Menschen. Die Interossea interna ist stark; sie durchsetzt am distalen Ende des Vorderarmes das Interstitium interosseum und inosculiert am Carpus in den Ramus mediano-radialis. Die Interossea externa verläuft in typischer Weise.

Ratte.

Die Arteria brachialis spaltet sich in der Plica cubiti in eine Mediana und eine Interosseo-ulnaris.

Die Mediana liegt zunächst an der radialen, dann an der palmaren Seite des Nervus medianus; in der Hohlhand angelangt, löst sie sich in den oberflächlichen Bogen auf.

Unterhalb der radialen Anheftung des Pronator teres nimmt ein Ramus mediano-radialis seinen Ursprung.

Eine Arteria radialis superficialis ist vorhanden.

Die Arteria ulnaris zweigt von der Wurzel jenes Gefässstammes ab, der sich in die Interossea fortsetzt.

Interosseae. Die Interossea interna ist stark entwickelt; die schwache Interossea externa verläuft typisch.

Bei der Maus trifft man am Vorderarme ähnliche Verhältnisse an, wie sie eben für die Ratte beschrieben wurden.

Myopotamus coypus.

(Taf. I/II, Fig. 6.)

Die typische Arteria brachialis fehlt; in ihrer Vertretung verläuft eine Arterie, vor dem Medianus gelagert, zur Plica cubiti hin. Hier spaltet sie sich in zwei Äste, in die Mediana und in eine Arteria interosseo-ulnaris. Die Mediana (*m*) verhält sich in der bisher beschriebenen Weise zum Nervus medianus und geht der Vola entsprechend in den oberflächlichen Hohlhandbogen über. An der Stelle, wo die Mediana von der Radialinsertion des Pronator teres bedeckt wird, entsendet sie einen Ramus mediano-radialis (*m, r*).

Die Radialis fehlt, aber eine Radialis superficialis ist vorhanden (*r, s*), die oberhalb des Ellbogengelenkes aus der Brachialis entspringt, um sich bald darauf in zwei Zweige zu teilen. Der laterale Zweig läuft, seinerseits abermals zweigespalten, (oberflächlich) auf den Handrücken herab und giebt die erste, zweite und dritte Arteria intermetacarpea dorsalis ab, die alle von den Strecksehnen gedeckt verlaufen. Ein Zweig schmiegt sich dem radialen Hautaste an und teilt sich am Handrücken in zwei Arteriae intermetacarpeae für das dritte und vierte Interstitium interosseum. Nebenbei sei bemerkt, dass der Hauptstamm dieses Gefässes mit dem Rückenaste der Interossea interna anastomosiert.

Der mediale Spaltungsast der Arteria radialis superficialis ist auch zweigespalten. Er zieht, anfänglich oberflächlich gelagert, nach abwärts, schliesst sich aber bald der Mediana und zwar in der Art an, dass seine zwei Zweige die Arteria mediana zwischen sich fassen. Beide Äste gelangen in die Vola, wo der eine in die fünfte, der andere in die erste Digitalis communis inosculiert (siehe Fig 6).

Die Arteria ulnaris entsteht als erster Ast aus dem Truncus interosseo-ulnaris; sie giebt die Recurrens ulnaris ab, ist schwach und verhält sich typisch. Der Hauptanteil der Ulnaris zieht mit dem Rückenaste des Nervus ulnaris auf das Dorsum manus, wo er sich in die vierte und fünfte Arteria intermetacarpea teilt.

Arteriae interosseae. Der Truncus interosseo-ulnaris setzt sich nach Abgabe der Ulnaris in die Interossea fort, deren zwei Äste sich in typischer Weise verzweigen.

Resumé: Die Nager führen als Hauptgefäss des Vorderarmes eine Arteria mediana, von der ein Ramus mediano-radialis abzweigt. Eine Ulnaris ist vorhanden, aber nur in rudimentärem Zustande. Die Speichenschlagader tritt als Radialis superficialis auf.

Von den Autoren wird die Mediana bald als Radialis, bald als Ulnaris bezeichnet, letzteres von jenen, die den Ramus

mediano-radialis gefunden und ihn mit der Arteria radialis verwechselt haben.

## Carnivoren.

(Taf. I/II, Fig. 7—10.)

Über die Armarterien der Carnivoren fand ich Beschreibungen in den Werken von G. Cuvier[1]), J. F. Meckel[2]), Barkow[3]), Stannius[4]), J. Hyrtl[5]), F. A. Leyh[6]), F. Müller[7]), A. G. T. Leisering und C. Müller[8]), L. Frank[9]), W. Ellenberger und H. Baum[10]) und Kadyi[11]).

Cuvier beschreibt die Gefässe von Lutra, von Viverra mungos, vom Dachs, vom Hund, dem Tiger und der Katze. Bei Lutra begleitet am Vorderarme die Fortsetzung der Arteria brachialis den Nervus medianus. In der Mitte des Vorderarmes spaltet sich die Brachialis, nachdem sie vorher schon die Interossea abgegeben, in die Ulnaris und die Radialis. Bei der Katze und beim Tiger giebt die Brachialis unterhalb der Plica cubiti die Ulnaris und die Interossea ab und setzt sich als Arteria radialis nach unten fort. Bei Viverra wieder entsendet die Armschlagader die Interossea und teilt sich dann erst in die Radialis und die Ulnaris. Hinsichtlich der Armgefässe des Dachses heist es einfach: Die Brachialis spaltet sich in die Ulnaris und die Radialis. Nach Meckel zerfällt bei den Katzen, den Mustelen, den Viverren, ferner beim Dachs und beim Bären die Armschlagader in der Gegend des Ellbogengelenkes oder selbst unterhalb desselben in die Radialis und Ulnaris.

---

1, 2 u. 4) l. c.

3) Disquis. recent. etc. u. Meckels Arch. f. Anat. u. Phys. Bd. 4.

5) Neue Wundernetze etc. Denkschr. d. kaiserl. Akad. Bd. 22. Wien 1864.

6) Handb. d. Anat. der Haussäugetiere. Stuttgart 1850.

7) Lehrb. d. Anat. der Haussäugetiere. Wien 1885.

8) Handb. d. vergleich. Anat. d. Haussäugetiere. Berlin 1885.

9) L. Frank, Handb. d. Anat. d. Haustiere. 3. Aufl. v. P. Martin. Stuttgart 1892.

10) System. u. topograph. Anatomie d. Hundes. Berlin 1891.

11) Verhandl. d. anat. Gesellsch. Wien 1892.

Nach Barkow giebt bei Mustela martes die Brachialis, nachdem sie vorher den Canalis supracondyloideus durchzogen hat, eine schwache Ulnaris und eine noch schwächere Interossea ab und steigt hierauf gegen die Vola herab. Bei Lutra vulgaris setzt sich die Brachialis in die Vola fort und bildet den Arcus sublimis.

Stannius lässt bei Felis die Spaltungsstelle der Brachialis an der Grenze zwischen Ober- und Vorderarm liegen.

Nach Hyrtl teilt sich die Arteria brachialis bei Viverra Linsang auf dem Flexor digitorum communis und noch bedeckt von dem Pronator teres in zwei Endäste, von welchen einer mit dem Nervus medianus verläuft und somit der Arteria mediana des Menschen analog ist, während der andere (Arteria radialis inferior, Hyrtl's) sich wie die Arteria radialis zum Handrücken begiebt.

Als Arteria radialis superior bezeichnet Hyrtl ein Gefäss, welches meiner Arteria radialis superficialis entspricht.

Die Arteria ulnaris soll durch ein aus vier Stämmchen bestehendes Gefässfascikel repräsentiert sein.

Cuvier, den Hyrtl citiert, lässt die Arteria radialis erst am Vorderarme entspringen.

Nach Leyh spaltet sich die Armschlagader bei der Katze am oberen Ende des Vorderarmes in eine Arteria radialis anterior, eine Radialis posterior und in die Interossea. Die Radialis anterior zieht bedeckt von den Beugern des Vorderarmes bis zum Carpus herab. Die Radialis posterior ist die fortgesetzte Armarterie. Der oberflächliche Hohlhandbogen fehlt.

In dem Lehrbuche von F. Müller wird gesagt, dass sich die Brachialis, nachdem sie eine Interossea abgegeben, am Vorderarme in die Radialis und Ulnaris spalte, welche sich ähnlich wie beim Menschen verhalten sollen.

Nach Leisering und Müller zerfällt bei der Katze die

Armschlagader unter dem Ellbogengelenke in die Radialis, Ulnaris und Interossea. Die Radialis repräsentiert das stärkste Gefäss.

Frank giebt an, dass sich die Vorderarmarterien der Katze wie bei den Wiederkäuern verhalten. Nach Abgabe der Interossea erfolgt die Teilung in die Ulnaris und Radialis.

W. Ellenberger und H. Baum liefern eine ausführliche Beschreibung der Armarterien des Hundes und illustrieren diese Verhältnisse durch eine gute Abbildung. Indes ist die Deutung der Gefässe falsch, denn nach diesen Autoren geht die Armschlagader am Ellbogengelenk in die Arteria antibrachialis über, die mit dem Nervus medianus bis an das Karpalgelenk verläuft und nachdem sie nahe der Mitte des Vorderarmes die Radialis abgegeben hat, der Ulnaris entspricht. Diese tritt mit dem Mediannerven zum Metacarpus, wo sie sich in mehrere Handarterien auflöst. Die Interossea externa geht aus der Arteria antibrachialis hervor.

Kadyi bezeichnet das Hauptgefäss am Unterarme der Katze als Arteria radialis.

Meine eigenen Erfahrungen erstrecken sich auf das Verhalten der Armgefässe beim Hund, Löwen, Tiger, Bären, Wiesel, bei der Katze, bei Lutra, bei Viverra und beim Schwanzbiber.

### Hund.

(Taf. I/II, Fig. 7 u. 8.)

Die Arteria brachialis spaltet sich in der Plica cubiti in zwei Äste, in eine Arteria mediana (*m*) und in eine stärkere Interosseo-ulnaris; erstere repräsentiert das Hauptgefäss des Vorderarmes, letztere teilt sich sofort in die beiden Interosseae und in die Ulnaris. Die Mediana geht in der Vola manus in den oberflächlichen Hohlhandbogen über. Die proximale Hälfte der Arterie liegt an der radialen, die distale Hälfte an der volaren Seite des Nervus medianus. Unter der Radialinsertion

des Pronator teres zweigt von der Mediana der Ramus mediano-radialis ab (*m, r*), der am Handrücken in das Rete dorsale inosculiert.

Die typische Arteria radialis fehlt. Die Radialis superficialis ist schwach und verläuft mit dem Hautaste der radialen Nerven.

Arteria ulnaris (u). Dieses Gefäss ist sehr schwach, verläuft typisch gegen den Karpus herab und anastomosiert am distalen Ende des Vorderarmes mit der Arteria interossea.

Interosseae. Die Interossea interna ist sehr kräftig entwickelt und begiebt sich, bedeckt von dem bis nahe an das Ellbogengelenk hinaufreichenden Pronator quadratus, zur Vola manus, wo sie unter den Sehnen der Fingerbeuger den tiefliegenden Hohlhandbogen bildet (Taf. I/II, Fig. 8 *a, p*). Der Ramus dorsalis ist gut entwickelt.

Die Interossea externa ist sehr schwach und verläuft in typischer Weise.

Bär.

Die Vorderarmgefässe des Bären verzweigen sich ganz ähnlich denen beim Hunde. Das stärkste Gefäss des Vorderarmes ist die Arteria mediana, die bedeckt vom Pronator teres und zwischen den Fingerbeugern zur Vola herabzieht, um den oberflächlichen Hohlhandbogen zu bilden. Proximal liegt die Arterie an der radialen, distal an der volaren Seite des Nervus medianus. An der radialen Insertion des Pronator teres zweigt von der Mediana der Ramus mediano-radialis ab, der in der typischen Weise auf den Handrücken übergeht und das Interstitium metacarpeum secundum perforiert. Ein anderer Ast geht tiefer unten aus der Mediana hervor; dieser wendet sich ulnarwärts, bettet sich in der Vola manus unter die Beugersehnen, zieht zum Interstitium metacarpeum quartum hin und anastomosiert mit der vierten Arteria metacarpea der Mediana.

Die Arteria radialis fehlt. Die Radialrinne ist leer.

Arteria ulnaris. Von dieser Arterie ist nur das proximale Stück vorhanden, welches einige Muskelzweige abschickt und kaum die Mitte des Vorderarmes erreicht.

Die Arteriae interosseae verhalten sich typisch.

## Katze.

### (Taf. I/II, Fig. 9 und 10.)

Bei der Katze gestaltet sich das Verhalten der Vorderarmarterien in folgender Weise: Die Arteria brachialis geht am Vorderarme in ein Gefäss über, welches in Begleitung des Nervus medianus und bedeckt von dem Pronator teres herabzieht. Der Nerv liegt, wie bei allen bisher beschriebenen Tieren, proximal an der ulnaren, distal an der dorsalen Seite der Arterie.

An der radialen Insertion des Pronator teres entfernt sich die Arterie vom Nerven; der letztere verläuft typisch wie beim Menschen und bei den übrigen Säugetieren in die Vola manus hinein. Die Arterie dagegen wendet sich lateralwärts und zieht für sich allein, auf dem Flexor digitorum profundus gelagert, schräg zur unteren Epiphyse des Radius herab, wo sie unter der Sehne des Abductor pollicis auf das Dorsum manus übertritt (Fig. 9 und 10 *A*, *m*, *r*). Von hier begiebt sie sich zum Interstitium metacarpeum secundum, durchbohrt dessen muskulösen Inhalt und bildet, in der Vola angelangt (bedeckt von den Flexores und den Interosseis) mit der Arteria ulnaris den tiefliegenden Hohlhandbogen. Ich bezeichne diese Arterie, deren proximale Hälfte der Mediana, deren distale Hälfte grösstenteils der Radialis entspricht, als Arteria mediano-radialis.

Der oberflächliche Hohlhandbogen ist äusserst rudimentär; die distale Hälfte der Mediana ist nämlich nicht ganz geschwunden, sondern nebst dem oberflächlichen Bogen noch vorhanden (Fig. 9 *m* und *a*, *s*).

Arteria radialis. Die typische Radialis fehlt; dagegen ist eine Arteria radialis superficialis entwickelt (Fig. 9 u. 10 *r*, *s*.

Arteria ulnaris. Die Ulnaris ist schwach; sie begleitet den gleichnamigen Nerven in die Vola manus und sendet neben dem Ramus profundus nervi ulnaris einen Ast zum tiefliegenden, neben dem R. superficialis desselben Nerven einen Ast zum oberflächlichen Hohlhandbogen.

Interosseae. Die Interossea interna entspringt mit der Ulnaris aus einem gemeinschaftlichen Truncus und geht direkt in den Ramus dorsalis über. Die Interossea externa entsteht selbständig oberhalb der vorigen aus der Brachialis. Die Brachialis verzweigt sich demnach am Vorderarme in nachstehender Weise: Sie giebt der Reihe nach die Recurrens ulnaris, die Interossea externa und den Truncus interosseo-ulnaris ab und geht hierauf in die Mediano-radialis über.

Löwe (junges Tier).

Die Arteria brachialis passiert, wie bei der Katze, in Begleitung des Mediannerven den Canalis supracondyloideus. Beide liegen hierauf am Vorderarme, bedeckt vom Pronator teres, zwischen dem oberflächlichen und dem tiefliegenden Fingerbeuger. In der Plica cubiti giebt die Brachialis die Recurrens ulnaris ab und spaltet sich hierauf in die Mediano-radialis und in einen Truncus communis für die Interosseae und die Ulnaris.

Die Arteria mediana folgt nicht getreu dem Nerven, viel mehr bettet sie sich, diesen verlassend, in die Radialrinne, tritt unter der Sehne des Abductor pollicis auf den Handrücken über, durchbricht das Interstitium interosseum secundum und schliesst mit der Ulnaris den tiefliegenden Hohlhandbogen ab. Am unteren Ende des Vorderarmes giebt die Arteria mediano-radialis einen schwachen Ast ab, welcher den Mediannerven in die Hohlhand begleitet, und sich hier fächerförmig als Arcus sublimis ausbreitet. Es

entspricht dieser Ast dem rudimentär gewordenen distalen Anteil der Arteria mediana.

Die Arteria radialis fehlt; dagegen ist eine Radialis superficialis vorhanden, welche, oberhalb des Canalis supracondyloideus von der Brachialis abzweigend, neben den lateralen Hautnerven dem Handrücken zusteuert.

Die Arteria ulnaris ist ziemlich stark und verläuft in typischer Weise. Am Handgelenke angelangt, spaltet sie sich in einen Ramus volaris, der mit dem perforierenden Aste der Arteria mediano-radialis den tiefliegenden Hohlhandbogen bildet, und in einen Ramus dorsalis, welcher unter dem Musculus ulnaris internus auf den Rücken des Handgelenkes übertritt und in die Perforans inferior der Interossea externa inosculiert. Ein Zweig des Volarastes verbindet sich mit dem Arcus volaris sublimis.

Arteriae interosseae. Die Interossea interna setzt sich in den Ramus dorsalis inferior fort und anastomosiert mit dem Rete articulare. Die Interossea externa verläuft typisch.

Tiger (junges Tier).

Die Arterien des Vorderarmes verhalten sich ähnlich wie beim Löwen.

Viverra zibetha.

Das Hauptgefäss des Vorderarmes ist eine Arteria mediana, die proximal an der radialen, distal an der volaren Seite des Nervus medianus liegt und sich in der Vola manus in den oberflächlichen Gefässbogen auflöst. Unterhalb der Radialinsertion des Pronator teres giebt die Mediana einen Ramus mediano-radialis ab, der in der bereits beschriebenen Weise den Handrücken erreicht und das Interstitium intermetacarpeum primum perforiert. Er anastomosiert mit der Interossea interna und bildet hierauf den tiefliegenden Hohlhandbogen.

Die typische Arteria radialis fehlt. Die Radialis superficialis ist vorhanden; sie entspringt 2,5 cm oberhalb des Ell-

bogengelenkes aus der Brachialis und eilt in Begleitung der radialen Hautnerven zum Handrücken.

Die Arteria ulnaris ist sehr schwach entwickelt, verläuft typisch und erreicht mit einem, den dorsalen Ast des Nervus ulnaris begleitenden Zweige den Handrücken.

Arteriae interosseae. Die Interossea interna ist sehr stark entwickelt und wird fast ihrer ganzen Länge nach von dem Musculus pronator quadratus bedeckt. Nebenbei bemerke ich, dass der Nervus interosseus internus nicht neben der gleichnamigen Arterie, sondern teils auf der volaren Seite des genannten Muskels ruhend, teils ihn durchsetzend seinen Verlauf nimmt.

Am distalen Ende des Vorderarmes spaltet sich die Interossea interna in drei Zweige: in einen lateralen, zur Anastomose mit dem Ramus mediano-radialis, ferner in einen medialen, zur Verbindung mit der Arteria ulnaris bestimmten, welcher an der radialen Seite des Os pisiforme in die Tiefe der Hohlhand übergeht und hier mit dem perforierenden Aste des Ramus mediano-radialis den tiefliegenden Hohlhandbogen herstellt. Der dritte Spaltungsschenkel des Interossea interna endlich tritt zwischen den distalen Epiphysen der Vorderarmknochen auf den Handrücken über.

Die Arteria interossea externa verläuft typisch.

## Galictis vittata.

(Taf. III/IV, Fig. 1.)

Die Brachialis setzt sich in der Plica cubiti in eine Arteria mediana (*m*) fort. Beide halten zum Nervus medianus einen Situs ein, der sich von der bisher beschriebenen Topik dieser Arterien nicht unterscheidet. Von der Armschlagader gehen der Reihe nach folgende Arterien ab:

a) eine mässig starke Ulnaris,
b) die Interossea externa,
c) „ „ interna.

Von der Mediana (*m*) zweigt unter der radialen Insertion

des Pronator teres ein starker Ramus mediano-radialis (*m*, *r*) ab, der unter dem Abductor pollicis zum Handrücken gelangt. Er perforiert dann das Interstitium metacarpeum secundum und bildet den tiefliegenden Hohlhandbogen.

Der Pronator quadratus reicht bis zur Mitte des Vorderarmes empor und deckt die Interossea interna. Der Nervus interosseus internus begleitet die gleichnamige Arterie bis an den oberen Rand des eben erwähnten Muskels und schreitet dann über denselben hinweg. Die Radialis superficialis ist vorhanden.

Wiesel.

Die Arterien des Vorderarmes verhalten sich ähnlich wie beim Hund. Die Brachialis durchläuft einen Canalis supracondyloideus. Eine Mediana, von der ein Ramus mediano-radialis abzweigt, bildet das Hauptgefäss des Vorderarms. —

Resumé: Die Carnivoren besitzen am Vorderarme eine Mediana, welche, nachdem sie einen Ramus mediano-radialis entwickelt hat, in die Hohlhand eintritt und den oberflächlichen Arterienbogen herstellt. Die typische Radialis fehlt, dagegen tritt eine Radialis superficialis auf. Auch eine Ulnaris ist vorhanden, jedoch schwach entwickelt und für die Hohlhand von untergeordneter Bedeutung. Eine Anastomose mit dem Arcus volaris sublimis ist bereits entwickelt.

Die Feliden machen insoferne eine Ausnahme von dem beschriebenen Typus, als bei ihnen eine Mediana, die in den ausgeweiteten Ramus mediano-radialis übergeht, die Hauptblutbahn des Vorderarmes darstellt, während der distale Teil der Mediana sich auffallend stark zurück gebildet hat.

Die Autoren haben die Vorderarmarterien der Carnivoren falsch gedeutet. Sie bezeichnen die Mediana als Radialis oder als Ulnaris; letzteres jene, denen, wie Ellenberger und Baum, der Ramus mediano-radialis nicht unbekannt war. So kam es, dass bald das stärkere, bald das schwächere Gefäss des Vorderarmes

als Radialis angesprochen wurde. Die Arteria mediano-radialis wird Radialis genannt, was indes unzulässig ist, da dieses Gefäss doch aus einer Kombination der Mediana mit dem Ramus mediano-radialis hervorgegangen ist; nur im letzteren sind wohl Elemente enthalten, denen wir später bei der Arteria radialis profunda wieder begegnen werden.

Die Arteria ulnaris wird von Ellenberger und Baum als Arteria volaris antibrachii angeführt.

Die Arteria antibrachialis dieser Autoren entspricht dem Vorderarmstücke der Brachialis sammt der Mediana bis zum Abgange des Ramus mediano-radialis.

### Ungulaten.

(Taf. III/IV, Fig. 2—4).

Bei der Beschreibung der Vorderarmarterien der Huftiere beschränke ich mich auf jene Äste, welche für die morphologische Beurteilung der Verzweigungsform von Belang sind.

### Schwein.

(Taf. III/IV, Fig. 2.)

Die Arteria brachialis, die in typischer Weise zum Nervus medianus lagert, giebt im Bereiche des Ellenbogenbuges 2 oder 3 starke Rami musculares an die Flexorengruppe ab und spaltet sich hierauf unterhalb derselben in eine Mediana und eine Interossea. Die Arteria mediana (*m*) zieht anfänglich radialwärts, dann palmarwärts vom Mediannerven gegen den Carpus herab, verhält sich demnach geradeso wie in allen bisherigen Fällen, die eine Mediana aufwiesen. Unterhalb des Pronator teres entsendet die Arteria mediana einen schwachen radialen Ast (*m. r.*), der möglicherweise dem Ramus mediano-radialis homolog ist. Dieser Ast durchsetzt den Muskelballen des zweiten Fingers, verzweigt sich hier und sendet der Mediana eine Anastomose zu.

Interosseae. Die mächtige Zwischenknochenschlagader (Interossea externa) tritt zwischen Radius und Ulna auf die

dorsale Seite über (*i. e.*). Die Interossea interna ist äusserst rudimentär.

Die Arteria radialis fehlt, desgleichen die Arteria ulnaris. Den Nervus ulnaris begleitet ein Ast der Arteria collateralis ulnaris.

### Pferd.

(Taf. III/IV, Fig. 3.)

Die typisch gelagerte Arteria brachialis giebt am proximalen Ende des Vorderarmes eine starke Interossea externa (*i. e.*) ab, die, ähnlich wie beim Schweine, zwischen den beiden Vorderarmknochen auf die dorsale Seite übertritt, vorher aber den Fingerbeugern einen starken Ast zuschickt. Die Interossea interna ist auf ein äusserst verkümmertes Gefäss reduziert.

Nach Abgabe der Interossea setzt sich die Brachialis als Arteria mediana (*m*) distalwärts fort, passiert mit dem Medianus den Carpalkanal und geht direkt in die Arteria digitalis communis über. Diese spaltet sich am unteren Ende des Metacarpus in zwei Digitales propriae. Oberhalb der Handwurzel schickt die Mediana einen radialen Ast (*m. r.*) (Radialis der Autoren) ab, der in einen Seitenast der Metacarpea inoskuliert und möglicherweise dem Ramus mediano-radialis homolog ist. Die Tierärzte bezeichnen diese Anastomose als Arcus volaris profundus.

Die Arteria radialis fehlt.

Die Arteria ulnaris fehlt.

### Rind.

(Taf. III/IV, Fig. 4.)

Die Arteria brachialis setzt sich nach Abgabe der Interossea in die Mediana (*m*) fort, welche sich in typischer Weise dem Mediannerven anschmiegt. Am unteren Drittel des Metacarpus spaltet sich die Mediana in zwei Arteriae digitales. Die Interosseae verhalten sich wie beim Schwein und beim Pferd. Einige cm unterhalb der Interossea giebt die Brachialis einen

Ast (*m.r.*) ab, der allem Anscheine nach dem Ramus mediano-radialis anderer Tiere entspricht. Er ist schwächer als die Mediana, verläuft an der volaren Seite des Radius und des Metacarpus und inoskuliert am unteren Drittel des letzteren in die Fortsetzung der Mediana.

Die Arteria radialis fehlt.

Die Arteria ulnaris fehlt.

### Schaf.

Die Arteria brachialis schiebt sich am Vorderarme unter den Pronator teres und geht in eine Mediana über, welche die typische Lagebeziehung zum Nervus medianus einhält. Die Mediana giebt ab:

a) Die Interossea externa.

b) Eine Arterie, die über die radiale Insertion des Pronator teres hinwegsetzt und dem Ramus mediano-radialis homolog sein dürfte.

Die Interossea externa ist sehr kräftig entwickelt; eine Interossea interna fehlt. Die Arteria ulnaris ist nicht vorhanden, desgleichen fehlt die Arteria radialis.

Die Mediana zieht mit dem gleichnamigen Nerven unter dem Handwurzelbande nach abwärts und geht direkt in die Metacarpea über. Letztere teilt sich entsprechend der Digitalfalte in zwei Fingerarterien. Der hypothetische Ramus mediano-radialis entspringt wie beim Rind hoch oben, etwa 2 cm unterhalb der Interossea und inoskulirt an der Basis des Metacarpus in die Arteria metacarpea. —

Resumé: Die angeführten Haussäugetiere besitzen demnach als Hauptgefäss des Vorderarmes eine Arteria mediana. Das zweite, schwächere Gefäss des Vorderarmes entspricht möglicherweise dem Ramus mediano-radialis. Die Interossea externa ist mächtig entwickelt, die Interossea interna dagegen verkümmert. Die Radialis und Ulnaris fehlen.

Ich habe meine eigene Beschreibung ausnahmsweise vorangestellt damit der Leser sich über die zahlreichen widerspruchsvollen Literaturangaben sofort orientieren könne.

Nach G. Cuvier[1]) spaltet sich die Brachialis der Pachydermen nach Abgabe der Interossea in die Radialis und Ulnaris. Auch hinsichtlich der Wiederkäuer findet sich bei ihm eine ähnliche Bemerkung.

J. C. L. Barkow[2]) bringt eine ausführliche Schilderung der Arteria brachialis beim Schwein. Seine Beschreibung lautet: Arteria brachialis, emissis ramis muscularibus compluribus . . . ante articulum cubiti arteriam interosseam fortissimam emittit, quae quoad fortitudinem continuationem arteriae brachialis fere aequat. Arteria interossea . . . inter ossa antibrachii, adeo latens ut, ossibus et nexu naturali solutis, tantum detegi possit, decurrit, et in rete mirabile dissolvitur, quod usque ad finem inferiorem ulnae extenditur. Arteria brachialis edita arteria interossea . . . in arterias binas, radialem minorem et majorem ulnarem dividitur. J. Hyrtl[3]) beschreibt die Armarterien von Phacochoerus Aeliani. Aus seinen Angaben lässt sich entnehmen, dass bei dem genannten Tiere die Brachialis zur Arteria mediana wird, die Ulnaris fehlt, die Radialis jedoch vorhanden ist.

Bei den Wiederkäuern und den Einhufern ist, wie J. F. Meckel angiebt, die Anordnung der Armgefässe am einfachsten. „In beiden teilt sich . . . die Armpulsader tief unten, . . . selbst tiefer als beim Menschen . . . und das Wesen der Bildung bei ihnen ist 1. die Trennung der Zwischenknochenpulsader von der Ellbogenpulsader, 2. das Hinabrücken der eigentlichen Ellbogenpulsader. Aus dem Anfange der Vorderarmpulsader, die man wohl am richtigsten als Ellbogenpulsader ansehen kann, tritt ein . . . Ast ab, der sich auf die Streckseite des Vorderarms

1) l. c.
2) Disquisitiones anatomicae.
3) Denksch. d. kais. Akad. Wien 1864.

schlägt . . . Dies ist offenbar die Zwischenknochenpulsader. Der Stamm der Arterie setzt an der Beugeseite des Vorderarms seinen Weg zwischen den Knochen und Muskeln fort und schickt einen oder mehrere ansehnliche Äste ab . . . die mit ihm in der Mittelhand mehr oder weniger deutlich zusammenmünden. Bei den Einhufern findet sich ein solcher Ast, der aber fast so weit als der Stamm ist . . . die Wiederkäuer haben dagegen zwei. Der obere entsteht weit höher als bei den Einhufern . . . Ohne Zweifel ist das obere abgehende . . . Gefäss . . . die . . . sehr tief herabgerückte Speichenpulsader. Der Stamm der Ellbogenpulsader wendet sich nach der Mitte der Handwurzel und spaltet sich unten sowohl bei den Einhufern als den Wiederkäuern hauptsächlich in zwei Fingerpulsadern".

Beim Schwein spaltet sich nach Meckel die Vorderarmpulsader ungefähr in der Mitte des Vorderarmes in die Radialis und Ulnaris. Beide fliessen an der Handwurzel zusammen.

Über die Arterienverhältnisse der vorderen Gliedmasse bei den Haussäugetieren enthalten die für Tierärzte bestimmten Handbücher der Anatomie[1]) die ausführlichsten Angaben.

### Pferd.

Nach Leyh entspringt die Ulnaris vor der Teilung der Brachialis und verläuft bis an den Ellbogenhöcker herab. Die Spaltung der Armschlagader in zwei Äste, in die Radialis anterior und Radialis posterior findet über dem Ellbogengelenke statt. Erstere reicht, bedeckt von den Beugern des Vorderarmes, bis an den Carpus herab, die Radialis posterior repräsentiert die fortgesetzte Armarterie; nachdem sie die Interossea abgegeben, löst sie sich am Carpus in die Volaräste auf.

---

1) F. A. Leyh, Handb. d. Anat. d. Haussäugetiere. Stuttg. 1850, J. F. Müller, Lehrb. d. Anat. d. Haussäugetiere. Wien 1885, A. G. T. Leisering u. C. Müller, Handb. d. vergl. Anat. d. Haussäugetiere. Berlin 1885 und L. Frank, Handb. d. Anat. d. Haustiere 3. Aufl. von P. Martin Stuttg. 1892.

Nach F. Müller teilt sich die Brachialis schon über dem Ellbogengelenke in die Radialis und Ulnaris. Letztere verläuft unter dem Biceps und dem Brachialis internus und erstreckt sich bis an den Carpus. Die Radialis ist der fortgesetzte Stamm der Armarterie und giebt nebst anderen Zweigen die Interossea ab.

Leisering und Müller bezeichnen vom Ellbogengelenk an das Stammgefäss als Radialis und lassen es bis an das untere Ende des Vorderarmes herablangen. Die Speichenschlagader schickt insbesondere die Interossea ab und spaltet sich am Carpus in die grosse Schienbeinarterie und in die hintere innere Zwischenknochenarterie.

Frank nennt die Radialis der Autoren fortgesetzte Armarterie. Etwa 7—8 cm über dem Gelenkende des Vorderarmes spaltet sich diese in ihre zwei Endäste, nämlich in die Ulnar- und Radialarterie. Die fortgesetzte Armarterie selbst schickt die Interossea anterior ab.

Wiederkäuer.

Nach Leyh sind bei den Wiederkäuern unter anderen nachstehende Abweichungen zu konstatieren. Die Interossea zweigt von der Brachialis ab, die Radialis anterior entspringt aus der Radialis posterior. Die Ulnaris erreicht nicht das Ellbogengelenk.

F. Müller giebt an, dass die Vorarmarterie sich im oberen Drittel des Vorderarmes in einen kleinen medialen, und einen grösseren lateralen Ast teile; ersteren nennt er Arteria radialis, letzteren Arteria ulnaris.

Leisering und Müller lassen den fortlaufenden Stamm der Armschlagader über der Mitte des Vorderarmes in die Radialis und Ulnaris zerfallen. Die Radialis ist schwächer als die Ulnaris und wird vom Nervus medianus begleitet.

Nach Frank sendet die fortgesetzte Armarterie die Interossea ab und teilt sich kurz nach Abgabe dieses Gefässes in die Radialis und Ulnaris.

Schwein.

Leyh und F. Müller beschreiben die Armgefässe des Schweines ähnlich jenen der Wiederkäuer. Nach Frank schickt die fortgesetzte Armarterie die Interossea ab und teilt sich in der Mitte des Vorderarmes in die Ulnaris und Radialis. —

Wir sehen demnach, dass die Tierärzte die Hauptgefässe der vorderen Extremität verschieden bezeichnen. Die Hauptbahn des Vorderarms wird beim Pferd als Radialis bezeichnet und die Interossea als ein Zweig derselben angeführt. Bei den Wiederkäuern dagegen wird die Interossea von einer anders genannten Arterie abgeleitet. Es liegt aber kein Grund vor, die Stammarterie des Vorderarmes bei den einzelnen Vertretern der Ungulaten verschieden zu benennen und die Zwischenknochen pulsader bald der Radialis, bald der Brachialis zuzuschreiben.

Frank, der noch am konsequentesten vorgeht, nennt das Hauptgefäss des Vorderarms nicht mehr Radialis, sondern „fortgesetzte Armarterie", begeht aber einen argen Fehler, indem er die Teilungsstelle der Armarterie in die Radialis und Ulnaris in die Nähe des Carpus verlegt und demgemäss die von Anderen richtig als Handarterien bezeichneten Gefässe mit falschen Namen belegt.

Hätte man berücksichtigt, dass das Stammgefäss des Vorderarmes typisch neben dem Nervus medianus verläuft und somit die Arteria mediana repräsentiert, dann wäre die Divergenz der Ansichten, von der die gegebene Zusammenstellung ein anschauliches Bild liefert, wohl nicht entstanden. Es wäre unmöglich gewesen, dass topisch gleiche Gefässe einmal als Radialis ein andermal als Ulnaris angesprochen werden. Andererseits wieder hätte man den Fehler vermieden, Arterien, die mit den gleichnamigen Gefässen des Menschen nicht die geringste Verwandtschaft besitzen, mit den oben angegebenen Terminis zu belegen. Gefässe ohne Rücksichtnahme auf ihre Topographie nur aus dem Grunde als Arteria ulnaris und radialis zu be-

zeichnen, weil sie an der medialen, beziehungsweise an der lateralen Seite des Vorderarmes ihren Verlauf nehmen, ist nicht statthaft. Diese Bezeichnungen sind, zumal sie der menschlichen Anatomie entnommen wurden, nur für solche Gefässe zu gebrauchen, über deren Homologie mit jenen des menschlichen Körpers kein Zweifel besteht. Gefässe hingegen, die nur bei einzelnen Tieren vorkommend, für die Veterinärärzte eine chirurgische Bedeutung haben sollten, wären am besten mit Namen zu belegen, die nichts präjudizieren.

### Klippschliefer.

Nach einer Beschreibung von J. Hyrtl[1]) teilt sich die Brachialis bei Hyrax syriacus oberhalb des Ellbogengelenkes in die Radialis und Ulnaris. Erstere entfaltet sich zu einem Geflechte, welches distal auf die Dorsalfläche der Hand übertritt. Die Arteria ulnaris soll nicht zum Nervus ulnaris gelangen und eine unerhebliche Arteria mediana abgeben, welche die Hohlhand nicht erreicht. Die auf Taf. VII Fig. 1 enthaltene Abbildung zeigt eine Arteria radialis superficialis und eine schwache Mediana.

### Pinnipedien.

(Taf. III/IV, Fig. 5.)

Über die Armgefässe der Pinnipedien berichten G. Cuvier[2]), Burow[3]), Baer[4]), H. C. L. Barkow[5]) und W. Gruber[6]).

Nach Cuvier setzt sich beim Walross die Arteria brachialis als Stammarterie bis an die Mittelhand fort. Bei Phoca vulgaris

---

1) Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. Bd. 8. Wien 1852 u. Neue Wundernetze etc. Denkschr. d. kaiserl. Akad. Wien 1864.

2) l. c.

3) Das Gefässsystem d. Robben. Müllers Arch. 1838.

4) Milne Edwards. Leçons sur la Physiologie etc. T. 3.

5) Anatomische Abhandlungen 1851 u. Blutgefässe d. Säugetiere. Breslau 1866, Taf. 12, Fig. 2.

6) Zeitschr. d. Gesellsch. d. Ärzte. Bd. 2. Wien 1852.

soll sie im Bereiche der Plica cubiti in die Interossea übergehen. An einer anderen Stelle wieder beschreibt dieser Forscher am Arme des Walrosses eine Radialis und eine Ulnaris.

Baer lässt beim Walross die Brachialis ohne Bifurkation in einen Stamm auslaufen, der die Radialis und Ulnaris repräsentiert. Ausserdem wird aber eine Radialis beschrieben, die vom Stamme abzweigen soll.

Burow führt an, dass die Axillaris der Robben sich, nachdem sie kaum die Brusthöhle verlassen hat, in eine grosse Anzahl von Gefässen spalte, die sich wieder in zwei Hauptstämme sammeln, in welchen man unstreitig Analoga einer Radialis und Ulnaris zu suchen habe.

Barkow beschreibt bei Phoca anellata eine Arteria radialis und ulnaris, und zwar erstere als Fortsetzung der Brachialis.

W. Gruber behauptet aber auf Grundlage von Untersuchungen an Phoca vitulina, dass Barkow die Gefässe unrichtig gedeutet habe. Speziell das als Arteria radialis bezeichnete Gefäss hält Gruber für eine Arteria mediana (profunda). Nach diesem Forscher teilt sich die Arteria brachialis nicht in eine Radialis und Ulnaris, sondern setzt sich mit der den Nervus medianus begleitenden Arterie als Stammgefäss des Vorderarmes bis in die Hand fort. Die Arteria radialis sowie eine Ulnaris superficialis sollen rudimentär sein.

Meine eigene Untersuchung an Phoca vitulina (Taf. III/IV Fig. 5) ergab nachstehende Resultate: Von der Brachialis zweigt oberhalb des Ellbogengelenkes eine Arteria ulnaris superficialis (*u*) ab, die in die Rinne des Nervus ulnaris eintritt und sich in eine grössere Menge von Ästen auflöst. Hierauf folgt eine Arteria radialis superficialis (*r. s.*), die zahlreiche Muskelzweige abgiebt und sich, stets oberflächlich bleibend, auf den Handrücken fortsetzt. Nach Abgabe dieses Gefässes zieht die Arteria brachialis vor dem Canalis supracondyloideus weg in die

Plica cubiti, während der Nervus medianus, begleitet von einem sehr schwachen Nebenzweige der Ulnaris superficialis, den genannten Kanal passiert[1]). Nachdem die Brachialis die Plica cubiti erreicht hat, entsendet sie der Reihe nach die Interossea externa und Interossea interna und setzt sich als Arteria mediana (*m*) in die Hohlhand fort, wo sie den oberflächlichen Gefässbogen abschliesst. Der Nervus medianus hält zur Arterie die bereits mehrfach erwähnte Lage ein.

Die typische Arteria radialis fehlt.

Die typische Arteria ulnaris fehlt.

Arteriae interosseae. Die Interossea externa ist kräftig entwickelt und zieht zwischen den Vorderarmknochen auf die dorsale Seite hinüber. Die Interossea interna stellt ein kräftiges Gefäss dar, welches nach beiden Seiten hin eine Menge von Zweigen abschickt; die ulnaren sind vorwiegend für die Muskeln bestimmt, die radialen bilden an der unteren Radiusepiphyse ein Geflecht, von dem sich einige Zweige bis auf das Handgelenk erstrecken. Ein radial gelegener Ast tritt unter dem Abductor pollicis auf das Handgelenk über. Das distale Ende der Interossea interna, ihr Ramus dorsalis, perforiert das Interstitium interosseum. —

Resumé: Die Pinnipedien führen als Hauptgefäss des Vorderarmes eine Arteria mediana. Ich stimme W. Gruber vollinhaltlich bei, wenn er gegen Cuvier die Stammarterie des Vorderarmes als Mediana bezeichnet. Barkows Terminologie, wonach die Fortsetzung der Brachialis am Vorderarme unter dem Namen Arteria radialis geführt wird, ist ganz willkürlich.

---

1) Siehe auch W. Gruber, Monographie des Canalis supracondyloideus humeri. St. Petersburg 1856. In dieser Schrift macht Gruber darauf aufmerksam, dass das gleiche Verhalten als Anomalie auch beim Menschen vorkomme.

## Cetaceen.

(Taf. III/IV, Fig. 6.)

Über die Armgefässe der Cetaceen habe ich in den Schriften von J. F. Meckel[1]) und Barkow[2]) einige Angaben gefunden. Ersterer schreibt: „Beim Tümmler, wahrscheinlich wohl also bei den Cetaceen überhaupt, teilt sich die Schlüsselpulsader schon oberhalb des Armgelenkes in zwei gleich grosse Stämme, von denen der eine sich an den Muskeln der Schulter, des Oberarmes und dem Armgelenke verbreitet, also die Achselpulsader und die tiefe Armpulsader darstellt. Der zweite ist die oberflächliche Armpulsader und teilt sich schon in der Achselhöhle in die Ellbogenpulsader und die weit grössere Fortsetzung des Stammes. Die erste steigt am hinteren Rande der Ellbogenröhre herab und verläuft zwischen dem vierten und fünften Finger; die zweite geht zwischen der Speichen- und Ellbogenröhre herab und spaltet sich am unteren Ende des Vorderarms in zwei Äste, von denen der hintere, die Fortsetzung des Stammes, bald wieder in zwei zerfällt, deren einer zwischen dem dritten und vierten, der andere zwischen dem zweiten und dritten Finger liegt.“ Barkow bezeichnet das Stammgefäss des Vorderarmes als Arteria radialis.

Meine eigene Erfahrung erstreckt sich bloss auf die Armarterie von Delphinus delphis. Bei diesem Tiere löst sich die Arteria axillaris in ein vielstämmiges Geflecht auf, welches sich wieder am distalen Ende des Humerus in 2 oder 3 grosse Stämme sammelt. Diese vereinigen sich am proximalen Teile des Vorderarmes zu einer Arterie (*i. i.*), die tief in die Furche zwischen Radius und Ulna gebettet, gegen die Handwurzel, und von da zwischen dem zweiten und dritten Metacarpus gegen die Spitze der Gliedmasse herabzieht. Von diesem Stammgefässe zweigen

---

[1]) l. c.

[2]) Blutgefässe der Säugetiere. Breslau 1866.

Arteriae metacarpeae für das erste und dritte Interstitium metacarpeum ab. Die Metacarpea des vierten Interstitium ist die Fortsetzung einer Arterie (*c*) die hoch oben aus dem Axillargeflechte hervorgeht und der Arteria ulnaris Meckels entspricht.

Die typische Arteria ulnaris fehlt.

Die typische Arteria radialis fehlt.

Die typische Arteria mediana fehlt.

Arteriae interosseae. Das Stammgefäss des Vorderarmes ist seiner Lage nach als Arteria interossea interna zu bezeichnen. Von ihm zweigen drei Äste ab, die sich auf die Rückenseite des Vorderarmes schlingen, und von welchen möglicherweise die oberste die Arteria interossea externa repräsentiert. —

Resumé: Die Cetaceen besitzen als Stammgefäss des Vorderarmes eine zwischen Radius und Ulna gelegene Arterie (Arteria interossea).

## Insectivoren.

(Taf. III/IV, Fig. 7).

### Igel.

Die Arteria brachialis giebt oberhalb des Ellbogengelenkes eine Arteria radialis und eine Arteria ulnaris superficialis ab (*u. s.* und *r. s.*). Erstere lagert proximal auf der Oberfläche der radialen Muskelgruppe, dann auf dem distalen Ende des Pronator teres. Hier spaltet sie sich in zwei Zweige, von welchen einer dem ersten Finger, der andere unter dem Abductor pollicis dem Handrücken zueilt (*r. d.*). Oberhalb dieser Arterien schickt die Radialis superficialis einen Ast ab, der dem radialen Hautnerven des Handrückens folgt.

Die Arteria ulnaris superficialis reicht nicht so weit herab als die vorher beschriebene Arterie.

Die Brachialis geht in der Plica cubiti in eine Mediana (*m*) über; beide zeigen die schon erörterte Beziehung zum Nervus

medianus. Aus der Brachialis zweigen ab: eine schwache Arteria ulnaris und die Interossea communis.

Die Interosseae verhalten sich wie beim Menschen. —

Resumé: Sofern es gestattet ist, nach einer Familie eine Ordnung zu beurteilen, darf man annehmen, dass die Insectivoren als Stammgefäss des Vorderarmes eine Arteria mediana besitzen.

## Chiropteren.

(Taf. III/IV, Fig. 8.)

Nach J. F. Meckel spaltet sich die Armpulsader bei den Fledermäusen in der Mitte des Oberarmes in zwei gleiche Äste, von denen der vordere die Streckmuskeln des Vorderarmes, der hintere die Flughaut und die Hand versieht. Jener ist die Speichenpulsader, dieser die Ellenbogen- und Zwischenknochenpulsader. Nach meiner an Pteropus gewonnenen Erfahrung giebt die Arteria brachialis unmittelbar nach ihrem Austritte aus der Achselhöhle eine Radialis superficialis (*r. s.*) ab, die aber einen eigentümlichen Verlauf nimmt. Sie zieht nämlich vor dem Medianus herab und lagert sich am Ellbogengelenke an die radiale Seite der Bicepssehne. An dieser Stelle teilt sie sich in zwei Zweige, von welchen der mediale im Sulcus radialis gelagert bis unterhalb des Pronator teres herabreicht, der laterale sich typisch verhält.

Am Vorderarme findet sich als Fortsetzung der Brachialis eine Arteria mediana (*m*), die sich zum Nervus medianus geradeso verhält wie in allen bisherigen Fällen, und in der Hohlhand den Arcus volaris sublimis bildet.

Die Arteria ulnaris fehlt.

Die Arteriae interosseae sind schwach entwickelt und lagern wie beim Menschen. —

Resumé. Die Chiropteren besitzen, nach der Untersuchung an Pteropus zu urteilen, als Stammgefäss des Vorderarmes eine Arteria mediana. Auch eine Radialis superficialis ist vorhanden, und zwar entspringt sie hoch oben aus der Brachialis.

## Halbaffen.

(Taf. III/IV, Fig. 9 und Taf. V/VI, Fig. 1.)

Über die Armgefässe einiger Prosimier hat J. Hyrtl[1]) Angaben gemacht. Lemur rufus soll eine Radialis, eine Ulnaris und zwei den Nervus medianus begleitende Arterien besitzen. Otolicnus senegalensis scheint nach der Beschreibung Hyrtls keine Mediana zu führen. Hingegen wird hier einer Radialis und Ulnaris Erwähnung gethan; ob diese aber auch wirklich den angeführten Gefässen entsprechen, ist aus der Darstellung des genannten Autors nicht zu ersehen.

Ich selbst habe Gelegenheit gehabt, die Armgefässe von Lemur varius, Lemur coronatus, Lemur mongoz und Lemur catta zu untersuchen.

### Lemur varius.

(Taf. V/VI, Fig. 1.)

Die Arteria brachialis passiert gemeinsam mit dem Medianerven den Canalis supracondyloideus. Am Vorderarme finden sich nach dem Typus des menschlichen Körpers die Arteria ulnaris sowie die beiden Interosseae. Die Radialis zeigt gegenüber der bisherigen Form eine Modifikation, ohne jedoch die anthropoide Ursprungsart zu erreichen.

Arteria radialis. 3,5 cm oberhalb des Ellbogengelenkes giebt die Brachialis die Speichenschlagader (*r*, *s*) ab. An der Bicepssehne angelangt, spaltet sich diese in zwei Zweige, von welchen der eine den typischen Verlauf der Arteria radialis des Menschen einhält, während der andere sich dem Handrückenaste des Nervus radialis anschliesst. Ersterer ist sehr schwach, (sein Durchmesser beträgt etwa $^1/_3$ von dem der Ulnaris) und zieht in der Radialrinne, auf dem Pronator teres gelagert, gegen den Carpus herab; die Arterie tritt hierauf unterhalb der Sehne

---

[1]) Neue Wundernetze etc. Denkschr. d. kaiserl. Akad. Wien 1864.

des Abductor pollicis longus auf den Handrücken über (*r. d*) und wird in ihrem Verlaufe zu dem Interstitium metacarpeum secundum auch noch von der Sehne des Radialis externus longus bedeckt. Hier formiert sie die Arteria metacarpea dorsalis secunda, nachdem sie vorher einen schwachen Ramus perforans gegen die Hohlhand abgeschickt hat.

Die dem Nervus radialis auf den Handrücken folgende Arterie benützt den Spalt zwischen Supinator longus und Radialis externus longus zum Durchtritte und giebt der ersten und dritten Arteria metacarpea dorsalis ihren Ursprung. Die Metacarpea dorsalis quarta gehört der Arteria ulnaris an. Sämmtliche Metacarpeae dorsales erreichen die Finger und anastomosieren in den Interdigitalfalten mit den volaren Fingerarterien.

Lemur varius besitzt demnach eine Arteria radialis superficialis, aus der aber bereits eine, allerdings noch mangelhaft entwickelte Radialis profunda entspringt.

Arteria ulnaris. Dieses Gefäss (*u*) ist sehr kräftig entfaltet und verläuft, geradeso wie beim Menschen gelagert, zur Palma, wo es den oberflächlichen Hohlhandbogen bildet. Der Bogen ist nicht in sich abgeschlossen, da ihm kein Ramus volaris der Radialis entgegenkommt. Ehe die Arteria ulnaris in die gleichnamige Rinne eintritt, schickt sie einen langen Ast ab (*u. d.*), der den Handrückenast des Nervus ulnaris begleitet und, wie schon bemerkt, die vierte Metacarpea dorsalis abzweigen lässt.

Arteriae interosseae. Es ist eine Interossea communis vorhanden, die sich wie beim Menschen in zwei Äste spaltet. Die Interossea interna ist stärker als die Radialis profunda.

Eine Arteria mediana ist nur in rudimentärem Zustande vorhanden. Der tiefliegende Hohlhandbogen ist sehr zart.

### Lemur mongoz.

Die Vorderarmgefässe verhalten sich wie bei Lemur varius,

nur verläuft die Radialis superficialis nicht unter dem Supinator longus, sondern schreitet über denselben hinweg. Der Hautast des Radialnerven durchbricht hoch oben den Triceps.

### Lemur catta.

(Taf. III/IV, Fig. 9.)

Im oberen Drittel des Humerus liegt der Nervus medianus (*n. m.*) vor der Arteria brachialis, hierauf kreuzt er die Arterie an ihrer dorsalen Seite, wendet sich medialwärts, schliesst sich ganz nahe an den Ulnarnerven an und passiert den Canalis supracondyloideus, während die Brachialis (*b*) im Sulcus bicipitalis verblieben ist. Arterie und Nerv geraten erst wieder in der Plica cubiti aneinander.

An der Bicepssehne zweigt von der Armschlagader die Arteria radialis superficialis ab; diese entsendet die Recurrens und spaltet sich hierauf in den Ramus superficialis, der den Handrückenast des Nervus radialis begleitet, und in den Ramus profundus, der ganz getreu dem Verlaufe der Radialis des Menschen folgt.

In der Plica cubiti zerfällt die Brachialis an einem Punkte in die Interossea externa, Interossea interna, in die Ulnaris und in eine rudimentäre Mediana.

Die Arteria ulnaris stellt das Stammgefäss des Vorderarmes dar; sie schickt eine Recurrens ab, verläuft typisch und formiert den oberflächlichen Hohlhandbogen. Der tiefliegende Gefässbogen ist schwach entwickelt; er gelangt dadurch zum Abschlusse, dass ein Ramus volaris profundus der Ulnaris, welcher sich wie beim Menschen verhält, in die Tiefe der Vola abbiegt.

Die Arteriae interosseae. Die Interossea interna ist kräftig entwickelt. —

Resumé: Die Arteria mediana hat sich zurückgebildet; an ihrer Stelle ist die Ulnaris zum Stammgefässe des Vorderarmes geworden und hat die Bildung des Arcus volaris sublimis

übernommen. Die Radialis superficialis giebt eine rudimentäre Radialis profunda ab.

## Pitheci.

(Taf. V/VI, Fig. 2—5.)

Über die Armarterien der niederen Affen enthalten die Schriften von Cuvier[1]), Barkow[2]), Stannius, W. Theile[3]), J. Hyrtl, L. Bayer[4]) und F. Rojecki[5]) Mitteilungen.

Nach Cuvier teilt sich bei Midas rufimanus die Brachialis in der Plica cubiti in die Interossea und Ulnaris.

Barkow bildet auf Taf. 63 die Armarterien von Cynocephalus porcarius ab. Man sieht eine hoch entspringende Radialis profunda, das Rudiment einer Mediana, und die abnorm weit vor dem Handgelenke sich vollziehende Spaltung der Radialis in ihren Ramus volaris und dorsalis. Eine hohe Teilung der Brachialis soll sich nach Stannius auch bei Callithrix, Lagothrix und bei Cebus finden. Nach W. Theile existierte eine Brachialis unter vier Exemplaren von Jnuus bei einem Weibchen und bei einem Männchen gar nicht, indem sich die Axillaris schon am zweiten Drittel des Oberarmes in eine Radialis und Ulnaris teilte. Bei den beiden anderen Exemplaren erfolgte die Teilung der Brachialis erst in der Mitte des Oberarmes. Die Spaltung der Radialis in ihren Ramus volaris und Ramus dorsalis fand sich hoch oben am Unterarme. Ein Arcus volaris profundus fehlte, trotzdem der Ramus dorsalis arteriae radialis einen starken Ast zwischen dem 2. und 3. Mittelhandknochen in die Hohlhand sandte. Die Ulnaris sowie der oberflächliche Hohlhandbogen verhielten sich ähnlich wie beim Menschen.

---

1) l. c.
2) Komparat. Morphologie. Breslau 1862.
3) Über das Arteriensystem von Simia Jnuus. Müllers Arch. 1852.
4) Morphol. Jahrb. Bd. 19, 1892.
5) Circul. arter. chez le Macacus etc. Journ. de l'Anat. 1889.

Sehr eigentümlich klingt die Beschreibung der Interossea, die unter acht Extremitäten dreimal ein Ast der Radialis war, an einer vierten Extremität gemeinsam der Radialis und der Ulnaris angehörte, während an einer fünften Extremität die Interossea posterior aus der Ulnaris, die Interossea anterior aus der Radialis abging und nur eine kleine Wurzel aus der Ulnaris fasste. „Von dem Ursprunge der Interossea ist es abhängig, ob die Radialis und Ulnaris einander gleich sind, oder ob die erstere der stärkere Ast ist.“ Bei Rhesus nemestrinus, dessen Vorderarmgefässe ich später beschreiben werde, ist wohl die Radialis das stärkere Gefäss, nichtsdestoweniger entspringt aber die Interossea in der typischen Weise.

Hyrtl erwähnt im allgemeinen, dass bei den Affen die hohe Teilung der Brachialis vorkomme, ferner dass bei Ateles Belzebuth das Endstück der Radialis das Interstitium metacarpale secundum durchbohre.

In jüngster Zeit hat F. Rojecki über die Arterien von Macacus cynomolgus und Macacus sinicus berichtet. Nach den Angaben dieses Autors ist die Arteria brachialis der genannten Tiere sehr kurz, da sie sich schon an der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Drittel des Oberarmes in die Radialis und Ulnaris teilt. Die hoch entspringende Radialis liegt vor dem Nervus medianus und ist am Unterarme stärker als die Ulnaris. Auch die Interossea, der Ulnaris gegenüber kräftiger entwickelt, ramifiziert sich in der typischen Weise.

Der Typus der Hohlhandgefässe ähnelt sehr den beim Menschen gefundenen Verhältnissen.

Ich selbst habe die Armarterien von Hapale Rosalia, Lagothrix Humboldtii, Rhesus nemestrinus und Papio hamadryas zergliedert.

### Hapale Rosalia.

(Taf. V/VI, Fig. 2.)

Die Arteria brachialis liegt am Oberarme dorsal vom Nervus

medianus. Volarwärts von dem Nerven befindet sich eine hoch entspringende, oberhalb des Abganges der Profunda brachii von dem Stamme abzweigende Radialis superficialis (*r. s.*). Diese beteilt mit einigen Zweigen den Biceps und den Brachialis internus, verläuft dann in der Radialrinne bis an das Handgelenk herab und wird hier oberflächlich. Am Handrücken perforiert sie nach Abgabe mehrerer Arteriae metacarpeae dorsales das Interstitium interosseum primum. Der Hohlhandanteil der Radialis schickt einen Ast in die Tiefe. Von einem tiefliegenden Bogen ist nichts zu bemerken. Am Vorderarme giebt die Arteria brachialis zunächst eine Arteria recurrens ulnaris ab und spaltet sich in einiger Entfernung unterhalb der letzteren in zwei Äste, in die Ulnaris, in einen Stamm für die Interosseae und für die rudimentäre Mediana.

Die Interossea interna ist kräftig entwickelt, die Interossea externa verhält sich in typischer Weise. Die Arteria ulnaris verläuft wie beim Menschen und bildet in der Vola mit dem Stamme der Radialis den oberflächlichen Hohlhandbogen. Von diesem zweigen die Arteriae digitales communes ab, die sich in den Digitalfalten in die eigentlichen Fingerarterien auflösen.

### Lagothrix Humboldtii.

Die Arteria brachialis verläuft in typischer Weise und spaltet sich nach Abgabe der Recurrens ulnaris in der Plica cubiti in eine schwächere Ulnaris und eine stärkere Interossea communis. Diese letztere schickt eine rudimentäre Mediana ab und verhält sich im weiteren Verlaufe wie beim Menschen. Die Ulnaris zieht, in der gleichnamigen Rinne gelagert, in die Tiefe der Hohlhand, wo sie mit dem Volaraste der Radialis den Arcus volaris sublimis bildet. Ein dünner Ast der Ulnaris begleitet den tiefen Volarast des Nervus ulnaris und beteiligt sich an dem Abschlusse des Arcus volaris profundus.

Die Arteria radialis entspringt hoch, etwa 2,5 cm oberhalb

des Ellbogengelenkes; sie quert das distale fleischige Ende des Biceps, gelangt in die Radialrinne und teilt sich bereits 2 cm vor dem Handgelenk in den Ramus volaris und dorsalis. Letzterer giebt am Handrücken mehrere perforierende Äste ab, von welchen der zwischen dem 2. und 3. Mittelhandknochen durchtretende am stärksten ist. Der Arcus volaris profundus ist schwach entwickelt.

### Rhesus nemestrinus.

(Taf. V/VI, Fig. 3.)

Die Arteria brachialis lagert typisch zum Nervus medianus. Die Radialis (*r. s.*) entspringt hoch, 1½—2 cm oberhalb des Ellbogengelenkes an jener Stelle der Brachialis, wo bei den Halbaffen und bei anderen Tieren die Arteria radialis superficialis ihren Ursprung nimmt. Sie quert das unterste Stück des Biceps an seiner volaren Seite, giebt die Recurrens ab, betritt die Radialrinne und spaltet sich bereits an der distalen Haftstelle des Pronator teres in den Ramus volaris (*v*) und dorsalis (*d*). Ersterer ist sehr stark, sogar stärker als die Ulnaris und nimmt, in der Vola manus angelangt, an dem Aufbaue des oberflächlichen Hohlhandbogens grösseren Anteil als diese selbst. Aus dem Arcus sublimis gehen die Arterien für den ersten, zweiten, dritten und jene für den radialen Rand des vierten Fingers hervor.

Der Ramus dorsalis arteriae radialis biegt unter dem Abductor pollicis auf den Handrücken um und entlässt die 1.—3. Metacarpea dorsalis; die zweite Metacarpea ist die stärkste, ebenso ihr zu dem tiefliegenden Bogen perforierender Ast.

Die Arteria ulnaris (*u*) verläuft wie am menschlichen Vorderarme, ist aber nur schwach entwickelt; sie sendet 4 cm oberhalb des Handgelenkes einen starken Ramus dorsalis (*u. d.*) ab, der sich dem Rückenaste des Ulnarnerven beigesellt. Der Ast zum tiefliegenden Hohlhandbogen verläuft neben dem Ramus profundus nervi ulnaris.

Die Arteria mediana ist rudimentär; sie entspringt in typischer Weise aus dem Vorderarmstücke der Arteria brachialis, zeigt am Ursprunge noch eine gewisse Stärke, schwächt sich aber durch die Abgabe von zahlreichen Muskelzweigen dermassen ab, dass ihre distale Hälfte nur noch ein fadenförmiges Vas comitans des Nervus medianus darstellt.

Die Arteriae interosseae verhalten sich wie beim Menschen. Die kräftig entwickelte Interossea interna bildet die eigentliche Fortsetzung der Arteria brachialis.

Die Armgefässe von Papio hamadryas bieten ähnliche Verhältnisse dar. —

Resumé: Die Vorderarmgefässe der niederen Affen stimmen hinsichtlich des Typus mit jenen des Menschen überein, nur besteht der Unterschied, dass die Arteria radialis höher oben am Oberarme entspringt und auch der Ast zum Arcus volaris sublimis sich höher oben abspaltet.

### Anthropoide Affen.

Über die Armarterien der anthropoiden Affen berichten W. Vrolik[1]), Gratiolet und Alix,[2]) Barkow[3]) und P. Eisler[4]).

### Orang.

Nach Barkow verhält sich die Verzweigung der Arteria brachialis geradeso wie beim Menschen. Der oberflächliche Hohlhandbogen wird von der Ulnaris und von dem Volaraste der Radialis gebildet; letzteres Gefäss ist durch Stärke ausgezeichnet.

### Schimpanse.

Der Beschreibung Vrolik's entnehme ich nachstehende

---

[1]) Recherch. comp. s. l. Chimpansé. Amsterdam 1841.

[2]) Rech. s. l'anat. du Troglodytes Aubryi. Nouv.. Arch. du Museum d'hist natur. de Paris. Tom. 2, 1866.

[3]) Comparat. Morphol. Taf. 57, Fig. 1. Breslau 1862.

[4]) Das Gefäss- u. periph. Nervensystem d. Gorilla. Halle 1890.

Angaben: Die Arteria brachialis gabelt sich zwischen dem Supinator longus und dem Palmaris longus in die Radialis und die Ulnaris, die sich hinsichtlich ihrer topischen Beziehungen von den gleichnamigen Gefässen des Menschen nicht unterscheiden. Die Speichenarterie giebt zunächst die Recurrens radialis ab, verläuft dann in der Radialrinne gegen den Carpus herab und teilt sich am Handgelenke in den Ramus dorsalis und palmaris. Die Arteria ulnaris ist anfänglich vom gemeinsamen Flexorenkopfe gedeckt, sendet die Recurrens ulnaris sowie die Interossea ab, und besorgt, wie beim Menschen, den oberflächlichen und den tiefliegenden Hohlhandbogen. In dem Falle von Gratiolet und Alix scheint nach einem Citate von P. Eisler eine Anomalie (ein oberflächlicher Verlauf der Radialis) vorgelegen zu haben, denn es heisst, dass die Arteria radialis nach der Teilung der Brachialis in der Rinne zwischen Pronator teres und Supinator longus an der Vena cephalica antibrachii herabstieg, dann aber sich durch die proximale Fortsetzung des Ligamentum carpi, volare bohrte, um weiter wie beim Menschen zu verlaufen und in dem tiefliegenden Hohlhandbogen zu endigen.

### Gorilla.

Nach P. Eisler spaltet sich bei diesem Tiere die Brachialis unter dem Lacertus fibrosus in eine Arteria radialis und eine Ulnaris. Die Arteria radialis, zunächst unter dem Rande des Supinator longus gelegen, schreitet über die Insertion des Pronator teres weg. Die Angabe Eislers, dass sie dann, nicht wie in der Norm beim Menschen auf dem Bauche des Musculus flexor carpi radialis weiter ziehe, sondern sich unter den radialen Ursprung dieses Muskels schiebe, ist mir nicht verständlich. Dicht über dem Processus styloideus durchbricht die Speichenarterie zwischen Flexor carpi radialis und Supinator longus die Fascie, geht vor dem Processus styloideus weg, dann distal um ihn herum, unter der Sehne des Extensor carpi radialis longus auf

das Dorsum manus und durch das Interstitium metacarpeum primum zum tiefen Hohlhandbogen.

Am Processus styloideus zweigt eine kleine Arteria volaris superficialis ab, die über dem Abductor pollicis brevis zur Hohlhand zieht.

Die Arteria ulnaris ist stärker als die Radialis und verläuft typisch wie beim Menschen bis an den Carpus. Von hier zieht sie unter dem Ligamentum piso-hamatum und piso-metacarpeum weg auf den Hamulus des Hakenbeins und überlagert vom Abductor digiti quinti, in die Vola zur Bildung des tiefliegenden Hohlhandbogens. Von Ästen der Ulnaris wären die Recurrens und die Interossea communis zu erwähnen, welch letztere stärker ist als der weiterverlaufende Stamm der Ulnaris.

Die Interossea communis spaltet sich in die Interossea interna und externa, oder beide entspringen wie auf der Gegenseite isoliert. Der eigentümliche Verlauf der Ulnaris an der Hand in dem Falle von Eisler scheint eine Anomalie zu repräsentieren; denn nach Chapman, den Eisler citiert, verhalten sich die Hohlhandbogen und die Fingerarterien des Gorilla wie jene des Menschen.

Ich selbst habe bisher nur die Vorderarmarterien eines Orang (Taf. V/VI, Fig. 4 und 5) zu zergliedern Gelegenheit gehabt. Mein Fall zeigt nachstehendes Verhalten.

Die Arteria brachialis teilt sich ziemlich tief in der Plica cubiti in die Radialis und in die Ulnaris. Die typisch gelagerte Arteria radialis (*r. p.*) giebt an ihrer Wurzel die Recurrens ab und entsendet etwa 1 cm oberhalb des Daumens den Ramus volaris superficialis, der, streckenweise von Bündeln des Abductor pollicis brevis bedeckt, in die Palma zum oberflächlichen Hohlhandbogen hinzieht. Der Hauptstamm selbst setzt sich typisch verlaufend auf den Handrücken fort, durchsetzt des Interstitium metacarpeum primum und inos-

kuliert in den tiefliegenden Hohlhandbogen. Die Arteria ulnaris (*u.*) lagert anfänglich unter dem Caput commune der Beuger und giebt einer Recurrens den Ursprung. Hierauf bettet sie sich in den Sulcus ulnaris, verläuft typisch zur Vola manus und formiert hier den oberflächlichen Hohlhandbogen. Interessant ist, dass der Ramus volaris profundus (*v. p.*) zur Anastomose mit dem Arcus volaris profundus schon am Os pisiforme abzweigt und in Begleitung des tiefliegenden Ulnarastes verläuft. Auch beim Menschen dringt, wie schon W. Theile[1]) erwähnt, zuweilen der Ramus volaris profundus der Ulnaris nicht zwischen den kleinen Muskeln des fünften Fingers und den Sehnen der Flexoren, sondern zwischen Abductor und Flexor brevis digiti quinti in die Tiefe zur Radialis[2]). Ob dieses Verhalten für die Armarterien des Orang typisch ist, oder ob es ähnlich wie beim Menschen bloss eine Anomalie darstellt, müsste erst festgestellt werden.

Interosseae. Die Zwischenknochenarterien verhalten sich geradeso wie jene des Menschen. —

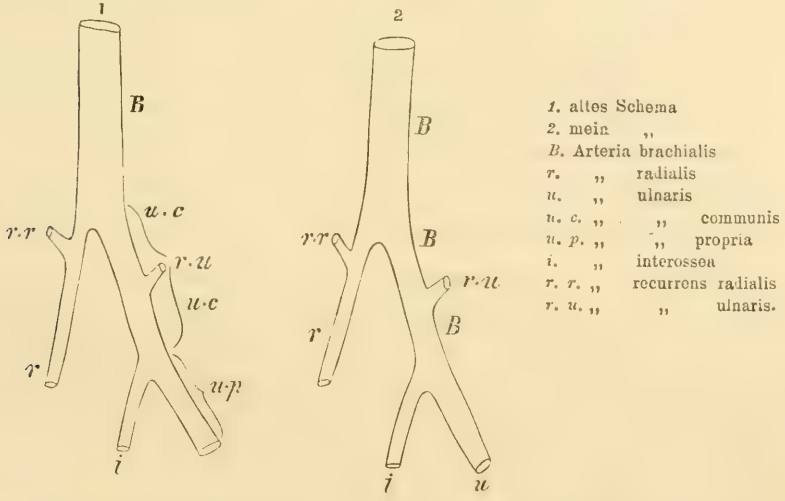
Resumé. Der Verzweigungsmodus der Vorderarmarterien bei den anthropoiden Affen ist dem des Menschen gleich. Gegenüber den niederen Affen ist der Unterschied zu konstatieren, dass weder der Hauptstamm der Radialis noch ihr Ramus volaris hoch entspringt.

### Vorderarmarterien des Menschen.

Beim Menschen giebt es am Vorderarme zwei arterielle Hauptstämme, die Arteria radialis und die A. ulnaris, gegen welche die schwächeren Arteriae interosseae ein wenig in den Hintergrund treten. Nach J. Henle's[3]) Beschreibung, die im wesent-

1) Lehre von den Gefässen. Leipzig 1841.
2) Das Rudiment des Ramus profundus ist beim Menschen stets vorhanden.
3) Handb. d. Gefässlehre. Braunschweig 1868.

lichen mit jener der anderen Schriftsteller übereinstimmt, stellt sich die gröbere Arterienverzweigung am Vorderarme in nachstehender Weise dar:




Die Arteria brachialis gelangt unter der oberflächlichen Sehne des Biceps in die Plica cubiti und spaltet sich über der Insertion der tiefen Sehne in ihre beiden Endäste, in die Radialis und die Ulnaris. Die oberflächlicher gelagerte Radialis bettet sich in die Radialrinne. Aus ihrem oberen Ende, mitunter auch aus der Brachialis entspringt die Recurrens radialis.

Die Ulnaris ist vom Ursprunge an durch die Masse des gemeinsamen Flexorenkopfes überdeckt; sie verschwindet hinter dem oberen Rande des Musculus pronator teres. Aus ihrem oberen Teile gehen als Seitenäste die Recurrens ulnaris und die Arteria interossea communis hervor.

W. Gruber nennt das zwischen dem Abgange der Radialis und dem der Interossea gelegene Stück seiner Ulnaris, Arteria ulnaris communis, den distalwärts von der Interossea befindlichen Anteil des Gefässes, Arteria ulnaris propria. Diese Beschreibungsart der Brachialis ist, wie ich dem Gesamtresumé vorgreifend

schon an dieser Stelle bemerken möchte, aus mehrfachen Gründen unzutreffend. Zunächst gewinnt man bei halbwegs guter Entwickelung der Interossea communis den Eindruck, dass sich der Stamm der Brachialis nach Abgabe der Recurrens ulnaris in zwei ungleich starke Äste, in die Interossea und Ulnaris, spaltet. Die grössere Mächtigkeit der Ulnaris gegenüber jener der Interossea fällt unter den Tieren übrigens nur bei den Primaten auf, denn wir haben gesehen, dass bei den meisten Tieren die Interossea stärker ist als die Ulnaris, so dass es bei ihnen nicht angeht, die Zwischenknochenschlagader von der Ulnaris abzuleiten.

Auch die Entwickelungsweise der Armarterien liefert einen Beweis für die Richtigkeit der gemachten Angabe, da sie lehrt, dass die Ulnaris propria eine sekundäre Gefässbildung darstellt, während die Ulnaris communis gleichzeitig mit der Brachialis, auftritt, deren Vorderarmstück sie repräsentiert. Zu ähnlichen Resultaten führt ferner die Betrachtung der beim Menschen vorkommenden Arterienanomalien des Vorderarmes. Man beobachtet, dass die Ulnaris communis ein äusserst konstanter Anteil der Arteria brachialis ist, dessen typisches Verhalten selbst durch den hohen Ursprung der Ulnaris nicht im Geringsten abgeändert wird. Sogar die Recurrens ulnaris, die doch nur einen Seitenast darstellt, ist konstanter als die Ulnaris propria[1]). Beim hohen Ursprunge im Sinne der Autoren hätten wir, nebenbei bemerkt, das eigentümliche Verhalten vor uns, dass das proximale Stück der Ulnaris, die Ulnaris communis, als Fortsetzung der Arteria brachialis erscheinen würde, während ihr distaler Anteil, die Ulnaris propria, auf das Oberarmstück der Armschlagader hinaufrückte.

Aus all' dem ist ersichtlich, dass es falsch ist, die Ulnaris

---

[1]) In dem Falle von Quain (The anatomy of the Arteries etc.), wo die Recurrens ulnaris teilweise aus der Radialis entspringt, greift ein Vas aberrans der Brachialis ein.

communis wie bisher zur Ulnaris zu zählen; es ist ganz verfehlt, von einer Spaltung der Armschlagader in eine Radialis und Ulnaris zu sprechen. Man hat richtiger die Ulnaris communis als Teilstück der Brachialis zu betrachten und die Verzweigung der Armschlagader in der Weise zu schildern, dass man etwa sagt: Die Arteria brachialis giebt im Ellbogenbuge als ersten Zweig die Radialis ab, tritt hierauf mehr in die Tiefe, entsendet dann als zweiten Zweig die Recurrens ulnaris und spaltet sich endlich am Grunde der Plica cubiti in die Interossea und in die Ulnaris. Bei Berücksichtigung der vergleichend-anatomischen sowie der entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse müsste man die Brachialis sammt der Ulnaris communis und der Interossea interna als den Stamm, die Radialis, Recurrens ulnaris und die Ulnaris propria als Seitenzweige der Armarterie auffassen.

Neben den bisher angeführten Arterien des menschlichen Vorderarms ist vom morphologischen Standpunkte aus noch das Vorkommen der den Nervus medianus fast regelmässig begleitenden, rudimentären Arteria mediana bedeutsam. Dieses Gefäss soll nach der Angabe unserer Handbücher ein Ast der Ulnaris oder der Interossea sein, während es thatsächlich ventral, an der Spaltungsstelle der Arteria brachialis in die Ulnaris und Interossea, von der Brachialis abgeht. Das Gefäss ist gewöhnlich schwach ausgebildet und verzweigt sich vorwiegend als Muskelarterie.

Auf das konstante Vorkommen der Arteria mediana haben, wie W. Gruber[1]) gegen H. Meyer nachweist, zuerst die Franzosen aufmerksam gemacht. Gruber selbst kennt zwei Arten der Arteria mediana: eine oberflächliche und eine tief-

[1]) Zeitschr. d. Gesellsch. d. Ärzte. Wien 1852.

liegende. Erstere ist eine Variante der Arteria plicae cubiti superficialis, die, bedeckt von dem Lacertus fibrosus und oberhalb der Teilungsstelle von der Brachialis abzweigend, den Nervus medianus kreuzt, um an der Grenze des obersten Drittels oder Viertels des Unterarmes zu endigen. Die Arterie kann sich aber auch bis in die Palma erstrecken, u. z. entweder längs des Mittelnerven fortziehend oder in der Ulnarfurche verlaufend. Dieses Gefäss, die Arteria mediana antibrachii superficialis, läuft oberflächlich bis zur Stelle herab, wo der Nervus medianus von den Muskeln nicht mehr bedeckt wird, begiebt sich nun auf dessen Ulnarseite und strebt hierauf, unter dem Ligamentum transversum die Vola manus erreichend, dem Arcus volaris sublimis zu. Gruber lässt die Frage, ob die Arteria mediana superficialis eine Tierbildung repräsentiere, offen, eine Frage, die nach meinen Erfahrungen in negativem Sinne zu beantworten ist, da die proximale oberflächlich verlaufende Hälfte dieses Gefässes unter den Säugern keine Analogie findet. Die distale Hälfte aber gehört der eigentlichen Arteria mediana an. Während die Arteria mediana superficialis in den Bereich der Gefässanomalien gehört, zählt die Arteria nervi mediani profunda Grubers (unsere Arteria mediana) zu den konstanten Gefässen. Gruber fand sie an 11 Leichen:

7 mal beiderseits,

2 mal rechts und

2 mal links bis in die Hohlhand herabsteigend; sie fehlte nur in zwei Fällen. Der genannte Autor betrachtet die Mediana profunda als eine Tierbildung, wie sie normal bei Phoca und wohl bei allen Pinnipedien auftritt.

### Anomalien der Vorderarmgefässe.

Die Vorderarmarterien des Menschen sind zahlreichen Variationen unterworfen, von welchen einzelne als Rückschläge zu deuten sind. Die Rückschlagsformen besitzen bei den Tieren

begreiflicherweise einen weit kleineren Spielraum als beim Menschen; denn die Reichhaltigkeit der Formen muss in absteigender Reihe wegen des ärmeren Vererbungsinhaltes ordnungsweise abnehmen.

Bei der Aufzählung der Anomalien der Vorderarmarterien beschränke ich mich auf jene, die für die Morphologie sowie für den anticipierend bereits angekündigten Nachweis, dass die sogenannte Arteria ulnaris communis und die Interossea zu den konstantesten Gefässen gehören, von Wichtigkeit sind.

Am häufigsten begegnet man dem hohen Ursprunge der Radialis oder dem der Ulnaris, was von den meisten Autoren fälschlich als „hohe Spaltung" der Brachialis gedeutet wird. Man bezeichnet diesfalls je nach der Höhe der Spaltung den unpaaren Stamm als Brachialis, beziehungsweise als Axillaris, die paarigen Stämme des Oberarmes als Radialis und Ulnaris.

Ferner beobachtet man, dass gar nicht selten die sonst rudimentäre Arteria mediana eine auffallende Stärke erlangt. Sie übernimmt in solchen Fällen an Stelle der Ulnaris bald zu einem kleineren, bald zu einem grösseren Teile die Bildung des oberflächlichen Hohlhandbogens, wobei sich die Arteria ulnaris mehr oder minder zurückbildet. Ja es kann, wie dies Blandin und Dubrueil beobachtet haben, neben den rudimentären Arteriae radialis und ulnaris die substituierende mächtige Mediana sämtliche Arteriae digitales abgeben.

Bei guter Entwickelung der Arteria mediana liegt ihr Anfangsstück an der radialen, das distale Stück an der volaren Seite des Nervus medianus, ein Verhalten dem wir bei der Mediana der Tiere wiederholt begegnet sind.

Der hohe Ursprung der Arteriae radialis, ulnaris oder gar beider übt auf das Verhalten der Mediana keinen Einfluss aus, denn es zeigt sich, dass die letztere mit jeder Art von hohem Ursprunge der genannten Gefässe in Kombination treten kann. Darüber,

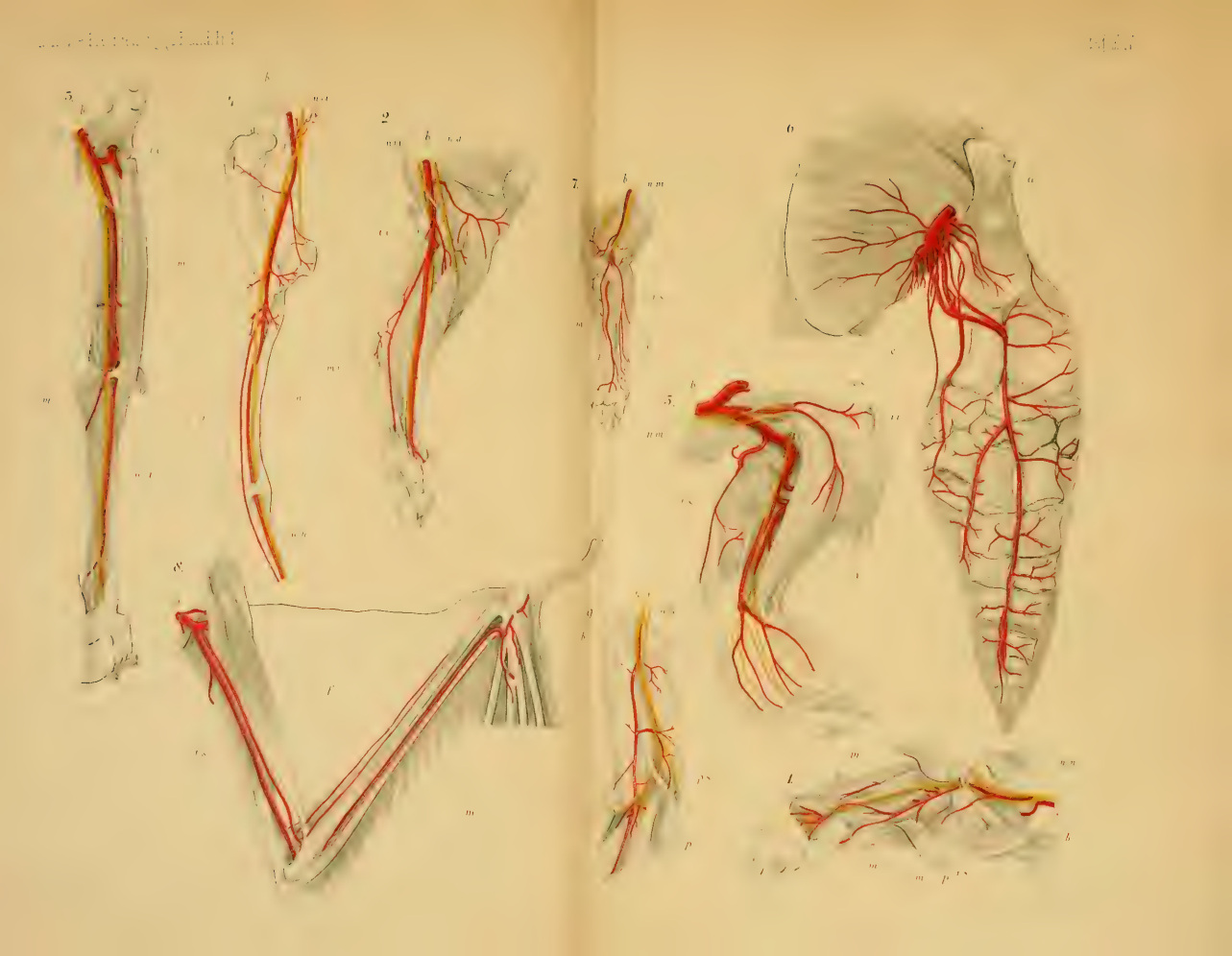
ob dem Auftreten der Arteria mediana eine phylogenetische Bedeutung zukomme, kann bei Berücksichtigung der Thatsache, dass sie hinsichtlich des Ursprunges, der Verzweigungsweise und der Topographie zu den umliegenden Muskeln sowie zum Nervus medianus mit der, bei vielen Tieren vorkommenden Mediana völlig übereinstimmt, wohl kaum ein Zweifel bestehen.

Selbst die bei einzelnen Säugetierordnungen typisch vorkommende Arteria mediano-radialis tritt gelegentlich, wenn auch einigermassen modifiziert, beim Menschen auf. So beschreibt W. Gruber[1]) einen Fall mit hohem, aus der Axillaris erfolgendem Ursprunge der Arteria radialis, wobei diese unterhalb der radialen Insertion des Pronator teres einen von einer starken Mediana ihr zueilenden Ast aufnimmt, und J. Hyrtl[2]) hat beobachtet, dass in Fällen, wo die Radialis ungewöhnlich schwach ist und nicht bis zur Hand gelangt, die Arteria mediana oberhalb des Carpus zur Speiche abbiegt, um als Arteria radialis weiter zu verlaufen.

Im Gegensatze zu der eben beschriebenen Anomalie ereignet es sich zuweilen, dass die Mediana von der Radialis abzweigt. So habe ich erst unlängst, und zwar auf beiden Seiten einer Leiche gefunden, dass die hoch am Oberarme entspringende Radialis, am Unterarme gleichwohl typisch gelagert, etwa 6 cm oberhalb des Carpus sich in zwei Äste, einen dorsalen und einen volaren auflöste. Ersterer, zugleich der stärkere, verhielt sich normal, letzterer kreuzte volar die Sehne des Musculus flexor carpi radialis, begab sich hierauf zum Nervus medianus und zog in dessen

[1]) Abhandl. der vergl. Anat. Petersburg 1852 u. Zeitschr. f. prakt. Heilkunde. Wien 1870 Nr. 5. Hier findet sich die Beschreibung eines Falles, in welchem die Brachialis an Stelle der Radialis die Recurrens abgiebt und sich dann in der Tiefe der Plica cubiti in drei Äste teilt, und zwar in einen radialen, die Interossea communis, einen ulnaren, die Ulnaris und einen medianen vom Pronator teres gedeckten, der einen Truncus communis für die Radialis und eine Mediana vorstellt.

[2]) Descriptive Anatomie. Wien 1881.



Begleitung zur Hohlhand, woselbst er die radiale Hälfte des oberflächlichen Arterienbogens besorgte. W. Gruber[1]), der Ähnliches beobachtet hat, deutet die Fälle nicht richtig, da er von einem mit dem Nervus medianus verlaufenden Volaraste der Radialis spricht, während es sich doch in der That um eine, mit einer hoch entspringenden Radialis auftretende Mediana handelt, geradeso wie in dem vorher erwähnten Falle von Hyrtl die Mediana nicht etwa zur Radialis wird, sondern vielmehr die distale Partie der letzteren mit der proximalen Partie einer Mediana sich zur Bildung eines Gefässrohres verbunden hat.

Abgesehen von dieser nicht gerade selten anzutreffenden Ausbildung der rudimentären Mediana zu einem starken Gefässe kann eine Vermehrung der Vorderarmarterien auch auf die Weise zustande kommen, dass sich beispielsweise zwei Arteriae ulnares entwickeln, von welchen eine oberflächlich verläuft. W. Gruber[2]) fand in solchen Fällen die typische Ulnaris bald normal, bald schwach entwickelt.

Im Gegensatze zur Verdoppelung sind die erwähnten Arterien manchmal rudimentär, oder sie fehlen gar vollständig. So fand Gruber[3]), dass die Arteria radialis schwach entwickelt sein oder auch gänzlich fehlen könne. Im ersteren Falle beschränkt sie sich auf ihre proximale Hälfte oder fehlt bis auf den Ramus recurrens. Änliches gilt für die Arteria ulnaris[4]). Hiebei fehlt jedoch nur die Ulnaris propria, nicht auch die Ulnaris communis. Der Ersatz wird in beiden Fällen von dem vorhandenen zweiten Hauptgefässe des Unterarmes, von der Interossea oder von einer Mediana beigestellt.

---

[1]) Neue Anomalien. Berlin 1849 u. Abhandl. a. d. menschl. Anat. Petersburg 1852; ferner Reicherts Archiv 1871.

[2]) Neue Anomalien. Berlin 1849 u. Reicherts Archiv. 1871.

[3]) Anat. d. Art. radialis. Müllers Archiv. 1864 u. 1870.

[4]) Gruber, Abhandl. der menschl. Anat. Petersburg 1852 u. Zeitschr. d. Gesellsch. d. Ärzte. Wien 1852.

Weit weniger als die Radialis und die Ulnaris variiert die Arteria interossea, wie dies deutlich aus statistischen Daten hervorgeht, die W. Gruber zusammengestellt hat.

Tabelle über 103 Varietäten von 600 Leichen (1200 Armen)[1])

| Arterie | Nach der Leichenzahl | Beiderseits | Einseitig |
|---|---|---|---|
| A. radialis | 48 | 11 | 37 |
| A. ulnaris | 26 | 6 | 20 |
| A. interossea | 4 | 2 | 2 |

Im Jahre 1867 berichtet Gruber[2]) über 69 Anomalien, auf die er bei der Präparation von 700 Armen gestossen war, so dass sich nunmehr unter 1900 Armen:

die Radialis 78 mal,

die Ulnaris 40 mal und

die Interossea 5 mal abnorm verhielten. Endlich ergab die Durchsicht von 380 Beobachtungen über den abnormen Ursprung der Vorderarmarterien, dass

die Radialis 212 mal,

die Ulnaris 100 mal,

die Interossea 22 mal variierte.

Der Prozentsatz der die Interossea treffenden Anomalien ist auf alle Fälle zu hoch gegriffen, denn wie ich später des Genaueren ausführen werde, sind die einschlägigen Fälle teils

1) Abhandl. der menschl. u. vergl. Anatomie. Petersburg 1852.

2) Reicherts Archiv.

falsch gedeutet worden, teils handelte es sich um morphologisch ganz belanglose Varietäten, die zu registrieren es kaum der Mühe lohnte.

Bevor ich näher auf die Deutungsweise der Abweichungen der Interossea eingehe, halte ich es für notwendig, die einzelnen Varietäten selbst nach den in den Werken von F. Tiedemann[1]), R. Quain[2]), Dubrueil[3]), W. Gruber[4]), Baader[5]) und W. Krause[6]) enthaltenen Angaben aufzuzählen:

a) der Stamm der Interossea ist verkümmert.

b) Die Interossea ist kräftig entwickelt, u. zw. 1. bei ihrem hohen Ursprunge, 2. in jenen Fällen, wo sie substituierend für eine mangelhaft entwickelte Radialis oder Ulnaris eintritt.

c) Die Interossea communis fehlt, da sowohl die Interossea interna, wie auch die Interossea externa gesondert aus der Ulnaris entspringen. In solchem Falle geht die letztere gewöhnlich oberhalb der ersteren aus dem Stammaste hervor.

d) Die Interossea zweigt bei hohem Ursprunge der Ulnaris von der Arteria radialis ab.

e) Auch bei normaler Teilung der Brachialis kann die Interossea ein Ast der Radialis sein. (Tiedemann l. c. Taf. 17, Fig. 1, W. Theile.)

f) Die Interossea geht hoch oben aus der Brachialis hervor, ihr Ursprung rückt ausnahmsweise bis zur Circumflexa humeri posterior oder gar bis zur Axillaris empor.

---

1) Tabulae arter. Carlsruhae 1822 u. Supplementa ad tab. arteriar. corp. humani. Heidelbergae. 1846.

2) The anatomy of the Arteries of human Body. London 1844.

3) Des Anomalies artérielles. Paris 1847.

4) l. c.

5) Über die Varietäten der Vorderarmarterien des Menschen. Bern 1866.

6) J. Henle's Gefässlehre.

Dieser hohe Ursprung kommt für sich allein[1]) oder mit frühzeitiger Abzweigung anderer Unterarmarterien vergesellschaftet vor. Es liegt dann eine Trifurkation bezw. eine Bifurkation vor, je nachdem die drei Gefässe an einer Stelle abzweigen, oder die Interossea zwar unterhalb der Teilungsstelle, aber immerhin noch am Oberarme aus dem Hauptstamme hervorgeht. Zumeist gestaltet sich das Bild dieser Anomalie in der Weise, dass die Axillaris oder die Brachialis in zwei Stämme zerfällt. Der oberflächliche, vor dem Nervus medianus gelagerte, repräsentiert einen Truncus communis (Arteria radio-ulnaris Grubers) für die Radialis und Ulnaris. Diese letzteren Gefässe ziehen dann oberflächlich am Arme herab und treten erst weit unten in die typischen Muskelrinnen ein. Der hinter dem Medianus gelagerte Stamm (die Arteria interossea der Autoren) setzt sich am Vorderarme in die Interossea fort. W. Gruber[2]) fand bei der Untersuchung von 950 Leichen 6mal den hohen Ursprung der Interossea.

Von den aufgezählten Variationsformen nehme ich auf die sub a, b und c verzeichneten keine Rücksicht, da einerseits Kaliberunterschiede morphologisch keine Bedeutung haben, und andererseits wie in den sub b und c beschriebenen Fällen die Topik der Interosseae keine Alteration erlitten hat. Wohl aber haben wir uns mit den sub. d und e verzeichneten Fällen von hohem Ursprunge der Interossea communis zu beschäftigen, zumal die bisherige Deutungsweise einer Kritik nicht Stand zu halten vermag. Schon W. Theile[3]) hat darauf aufmerksam gemacht,

[1]) Baader. (Mir ist ein solcher Fall nicht recht verständlich.)

[2]) Reicherts Archiv 1867; siehe auch Abhandl. der menschl. u. vergl. Anat. Petersburg 1852 und Zeitschr. d. Gesellsch. f. prakt. Heilkunde. Nr. 17. Wien 1870.

[3]) Sömmering's Gefässlehre. Umgearbeitet von F. W. Theile. Leipzig 1841.

dass es unrichtig ist, jenes Verhältnis als hohe Teilung der Armpulsader zu bezeichnen, bei dem eine der beiden Vorderarmarterien (Radialis, Ulnaris) oder die Interossea höher hinauf rückt und ein Ast der Brachialis wird, denn der eine am Oberarm herabsteigende Stamm verhält sich deutlich als Arteria brachialis. Es ist zu bedauern, dass ausgenommen bei Duvernoy[1]) und G. Ruge[2]), Theiles Angaben keine Beachtung gefunden. W. Krause[3]) hat wohl die Anschauungen Theiles im allgemeinen acceptiert und auch schon die massgebende Bedeutung der Gefässtopik betont, doch hat er es unterlassen, aus seinen richtigen Bemerkungen die entsprechenden Konsequenzen zu ziehen; daher kommt es, dass auch seine Nomenklatur verfehlt ist.

Wenn beispielsweise die Autoren bei dem hohen Ursprunge der Arteria ulnaris die Interossea von der Radialis abzweigen lassen, so liegt dem eine falsche Deutungsweise zu Grunde, hervorgerufen durch die Verwechslung der Begriffe „hoher Ursprung" einer Vorderarmarterie und „hohe Teilung (Spaltung)" der Oberarmarterie. Man pflegt diesfalls von den zwei Gefässstämmen des Oberarmes den einen als Radialis, den anderen als Ulnaris zu bezeichnen, was indessen ganz und gar verfehlt ist, denn eine hohe Spaltung der Arteria brachialis existiert überhaupt nicht.

Für den hohen Ursprung der Radialis gilt das Gleiche; der nachbarliche Arterienstamm ist die Brachialis, nicht aber, wie behauptet wird, die Ulnaris. Es ist daher unzulässig, in Fällen, wie in den beiden oben angeführten, die Seitenäste der Brachialis (die Circumflexae, die Profunda etc.) bald von der Radialis, bald von der Ulnaris abzuleiten, da diese Gefässe wie am normalen Arme typisch aus der Arteria brachialis hervorgehen.

---

[1]) Die Entwickelung u. Klassif. der Arterienanom. der oberen Extremität. Diss. Moskau 1875. Auszug in Sernow's Anat. 1890.

[2]) Beiträge z. Gefässlehre d. Menschen. Morph. Jahrb. Bd. 9, 1884.

[3]) l. c.

Wohl wird in der Litteratur ein Fall erwähnt (vergl. sub. e), in welchem bei normaler Teilung der Brachialis die Interossea von der Radialis abgegeben wurde, die beigegebene Abbildung erweist jedoch in unzweideutiger Weise, dass hier ein hoher Ursprung einer am Vorderarme oberflächlich verlaufenden Ulnaris vorgelegen habe.

Ähnliches gilt für den sogenannten hohen Ursprung der Arteria interossea. Das, was von den Autoren als hoch entspringende Interossea bezeichnet wird, ist, soweit es am Oberarme lagert, die Arteria brachialis selbst; diese steckt typisch hinter dem Nervus medianus und geht erst, nachdem sie in der Plica cubiti die Recurrens ulnaris abgegeben, in die sich ganz normal verhaltende Interossea über. Abnorm ist nur der vor dem Nervus medianus verlaufende Stamm, der sich tiefer unten in die normal oder oberflächlich verlaufenden zwei Randarterien des Vorderarmes spaltet.

Was endlich den sehr eigentümlichen Fall (Abbildung 3) von Baader anlangt, wo angeblich die starke, hoch entspringende Interossea schon oben die Membrana interossea durchbohrte, um, am Handrücken angelangt, die Funktion der rudimentär gewordenen Radialis zu übernehmen, so handelt es sich dabei einfach um den hohen Ursprung einer Ulnaris bei Verkümmerung der typischen Radialis. Was Baader am Oberarme als Radialis bezeichnet, entspricht der Brachialis. Die Interossea entspringt nicht hoch, sondern ist einfach stark entwickelt, weil sie die fehlende Speichenarterie zu ersetzen berufen ist.

Das Materiale, auf dessen Grundlage ich zu den angeführten Resultaten gelangt bin, basiert aber nicht ausschliesslich auf den in der Litteratur enthaltenen Beschreibungen. Ich verfüge auch über eigene Erfahrungen, auf die ich kurz hinweisen möchte.

Bei 15 Präparaten mit zwei starken Arterienstämmen am Oberarme ist der oberflächlich gelagerte Stamm stets die hoch

entspringende Radialis, der tiefer hinter dem Nervus medianus verlaufende die typische Arteria brachialis.

In sechs anderen Fällen mit zwei arteriellen Gefässstämmen im Sulcus bicipitalis internus entspricht der oberflächliche, vor dem Medianus gelagerte Stamm einer hoch entspringenden Ulnaris, der tiefliegende, von dem genannten Nerven gedeckte, der Oberarmschlagader, die sich übrigens normal verhält und der Reihe nach die Radialis, die Recurrens ulnaris und die Interossea abgehen lässt.

In allen Fällen von hohem Ursprunge der beiden Hauptarterien des Vorderarmes zweigen die arteriellen Nebenäste des Oberarmes (Aa. collaterales ulnares und radialis) von der Brachialis ab, selbst dann, wenn das abnorm entspringende Gefäss für die Abgabe der aufgezählten Zweige eine günstigere Lage besitzt als die Brachialis. Die hoch entspringende Arterie giebt immer nur Äste für die Beuger des Ellbogengelenkes ab.

Endlich habe ich drei Fälle von hohem Ursprunge der Interossea beobachtet, worunter zwei mit gleichzeitigem Vorkommen einer Arteria mediana. Der Truncus radio-ulnaris liegt vor dem Medianus und spaltet sich im Bereiche des Ellbogens in seine zwei Endäste. Die Radialis begiebt sich schon nach kurzem oberflächlichen Verlaufe in ihre Gefässrinne, die Ulnaris erst in der Nähe des Handgelenkes. Die Brachialis befindet sich typisch dorsal vom Nervus medianus, entsendet die Profunda brachii, ferner die Arteriae collaterales und setzt sich nach Abgabe der Recurrens radialis in die Interossea fort. Die tiefe Ulnaris kann als Rudiment vorhanden sein. Hinsichtlich des Verhaltens der Arteria interossea geht also aus den angeführten Details hervor, dass:

a) die die Statistik des genannten Gefässes betreffenden Daten unserer Litteratur falsch sind;

b) die Interossea weit weniger variiert als die anderen Arterien des Vorderarmes;

c) ein hoher Ursprung der Interossea überhaupt nicht vorkommt;

d) dass schliesslich das als Ulnaris communis bezeichnete Gefäss zu den beständigsten Arterien des Armes gehört und von den Varietäten der Arteria ulnaris propria unberührt bleibt.

Die Betrachtung der Varietäten hat gezeigt, dass die Brachialis mit ihrer Fortsetzung, der Ulnaris communis und der Interossea einen Gefässstamm darstellt, der, wie schon erwähnt, sich durch auffallende Konstanz auszeichnet. Wir werden daher, ich wiederhole es nochmals, gut thun, den Terminus A. ulnaris für das zwischen dem Abgange der Radialis und dem der Interossea befindliche Arterienstück fallen zu lassen, und die eingangs aufgestellte Formulierung der Arterienramifikation des Vorderarmes anzunehmen.

Für die Frage, wie die Fälle von hohem Ursprunge der Aa. radialis, ulnaris und interossea zustande kommen, ist, wie dies von W. Gruber, W. Krause, Duvernoy u. a. hervorgehoben wurde, das Auftreten der Aa. s. Vasa aberrantia von einiger Bedeutung. Darunter versteht man überzählige Arterien, die aus der Axillaris oder aus der Brachialis entspringen, sich durch Zartheit und oberflächlichen Verlauf auszeichnen und am Vorderarme mit einem der Hauptstämme, zumeist mit der Radialis oder mit einem Seitenaste derselben anastomosieren[1]). Duvernoy will nun gefunden haben, dass am sechsmonatlichen menschlichen Embryo der Oberarm zwei annähernd gleich starke arterielle Längsgefässe enthalte, zwischen welchen der Nervus medianus eingeschlossen lagere. Die hinter dem

[1]) Unter sechs Präparaten mit Vasa aberrantia am Oberarme entspringt das abnorme Gefäss 4 mal knapp unterhalb der Abgangsstelle der Profunda brachii, je einmal aus der Axillaris und aus der Brachialis neben der Collateralis ulnaris inferior. Das Vas aberrans inosculiert 3 mal in eine sonst normale Radialis, je einmal in eine Mediana und in eine hoch im Bereich der Arteria collateralis ulnaris entspringende Radialis.

eben genannten Nerven befindliche Arterie entspreche der Brachialis, das vor dem Nerven gelagerte arterielle Gefäss entbinde sich an der Medianusgabel aus der Axillaris und anastomosiere am Unterarme sowohl mit den Haut- wie auch mit den tiefliegenden Arterien (Radialis, Ulnaris, Interossea etc.). Die vor dem Medianus herabsteigende Arterie soll zur Zeit der Geburt noch vorhanden sein. Duvernoy teilt nun von der abnormen Arteria mediana abgesehen, die Anomalien der Armarterien in nachstehende fünf Gruppen und erklärt das Zustandekommen derselben aus dem varianten Verhalten der von ihm beschriebenen Arterie.

In der ersten Gruppe verhält sich die Brachialis normal, aber vor dem Mediannerven verläuft ein Vas aberrans, welches mit einer der Vorderarmarterien in Verbindung steht. Zur zweiten Gruppe gehören die Fälle von hohem Ursprunge der Radialis oder der Ulnaris. In die dritte Gruppe fällt der sogenannte hohe Ursprung der Interossea. In den Fällen der vierten Gruppe ist die Brachialis rudimentär geworden und eine starke, vor dem Mediannerven hinziehende Arterie giebt die Vorderarmarterien ab. In den Fällen der fünften Gruppe endlich findet sich am Oberarme bloss ein arterieller Stamm, dessen proximale Hälfte hinter dem Medianus verläuft, indes die distale Hälfte jenem Nerven vorgelagert ist. Der Stamm löst sich an seinem unteren Ende in die Vorderarmarterien auf.

In Gruppe 1 hat sich die beim Embryo gefundene Arterie erhalten und bildet eventuell durch Inoskulation mit einem der grossen Armgefässe eine Insel.

In Gruppe 2 verbindet sich das bezeichnete Gefäss mit der Radialis oder mit der Ulnaris, und es entsteht eine hoch entspringende Radialis, beziehungsweise eine ebenso geartete Ulnaris.

In Gruppe 3 bemächtigt sich das vor dem Mediannerven verlaufende Gefäss der beiden grossen Vorderarmarterien; es

kommt zum sogenannten hohen Ursprung der Interossea, während die Brachialis sich entsprechend zurückbildet.

In Gruppe 4 ist die Brachialis so schwach geworden, dass sie den Ellenbogenbug kaum erreicht. Als Ersatz tritt eine vor dem Nervus medianus gelagerte Brachialis auf, welche die Arterien des Vorderarmes abgiebt.

In Gruppe 5 verhält sich die proximale Hälfte der Armschlagader normal, die distale Hälfte dagegen fehlt; der distale Anteil wird von dem vor dem Medianus befindlichen Gefässe substituiert.

Ruge nennt die vor dem Medianus herabziehende Arterie „Collateralstamm" und hebt gleichfalls ihre Bedeutung für die Gefässvarietäten hervor. Der Collateralstamm entsteht gewöhnlich in der Mitte des Humerus, kann aber durch Verbindungen, die er mit anderen Arterien eingeht, höher oben, selbst aus der Axillaris entspringen. Ruge hat aber an 5 bis 17 cm langen menschlichen Embryonen nichts auf eine hohe Teilung Beziehbares wahrgenommen, und es erscheint aus diesem Grunde nicht ausgeschlossen, dass Duvernoy zufällig einen Embryo mit anomalen Verhältnissen zur Untersuchung bekam, an dem der Kollateralstamm in Ausbildung begriffen war. Wie dem aber auch immer sei, die Bedeutung des vor dem Mediannerven verlaufenden Vas aberrans hat Duvernoy richtig erkannt.

## Zusammenfassende Betrachtung der bisherigen Ergebnisse.

Man kann am Vorderarme der Säugetiere und des Menschen vier verschiedene Verzweigungstypen unterscheiden, und zwar:

a) den Typus der Interossea,

b) den Typus der Mediana, letzteren mit nachstehenden Abarten:

α) Mediana, Interossea.

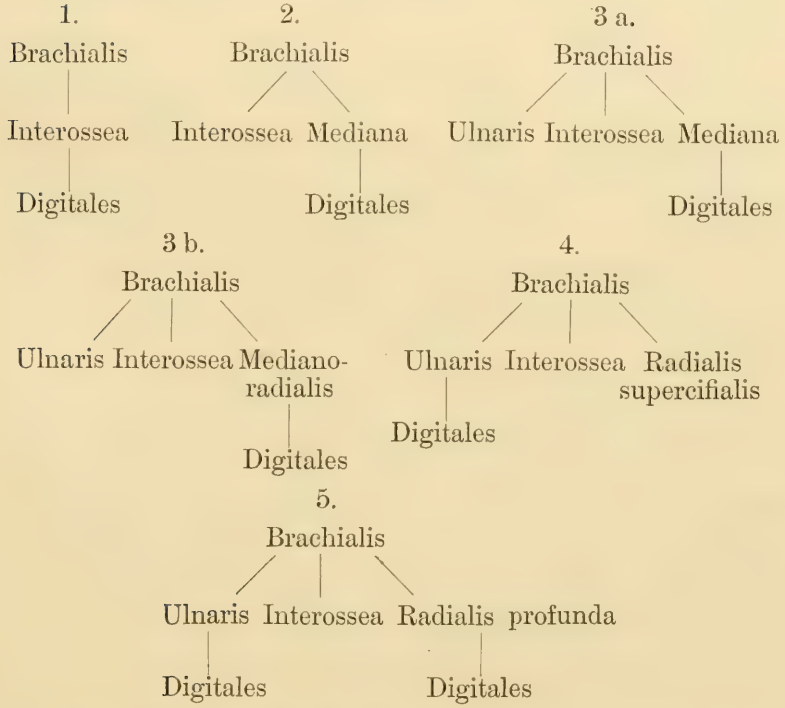
β) Mediana, Interossea, Ulnaris.

γ) Mediana, Interossea, Ulnaris neben einem Ramus mediano-radialis.

δ) Arteria mediano-radialis, ulnaris.

c) den Typus, wo an Stelle der rudimentär gewordenen Mediana eine Radialis superficialis und eine Ulnaris auftreten,

d) den Typus, wo an Stelle der rudimentär gewordenen Mediana die Radialis profunda und die Ulnaris die Hauptgefässe des Vorderarms bilden.




Das einfachste Verhalten bietet der Delphin dar, bei welchem die Arteria brachialis am Vorderarme in eine axial zwischen Radius und Ulna gelagerte Arteria interossea sich fortsetzt, welche an der Hand die Metacarpeae volares abgiebt.

Der zweite Typus ist durch das Auftreten der Arteria mediana als Stammgefäss des Vorderarmes charakterisiert.

Die Brachialis spaltet sich nämlich im Ellbogenbuge in zwei Äste, in einen stärkeren, die Arteria mediana, und einen schwächeren, die Arteria interossea. In der Hohlhand angelangt, bildet die Mediana den oberflächlichen Gefässbogen, aus dem die Digitalarterien abzweigen.

Die Arteria mediana zeigt eine grosse Verbreitung; sie findet sich: bei den Monotremen, Marsupialiern, Edentaten, Nagern, Insectivoren, Carnivoren, Ungulaten, Chiropteren und Pinnipedien, demnach mit Ausnahme der Cetaceen, Halbaffen und Primaten bei allen Säugetierordnungen. Strenge genommen, fehlt sie nur den Cetaceen, da die Halbaffen, die niederen Affen, wahrscheinlich auch die Anthropoiden — ebenso wie der Mensch — noch das Rudiment einer Mediana besitzen. Die Arteria mediana tritt in zwei Kombinationen auf, entweder, wie bei den Huftieren und Chiropteren bloss neben der Interossea, oder, wie bei den anderen aufgezählten Säugetier-Ordnungen, mit einer, wenn gleich noch rudimentären beziehungsweise schwachen Arteria ulnaris gepaart.

Beim Menschen entwickelt sich die rudimentäre Arteria mediana nur ausnahmsweise zu einem stattlichen Gefässe.

Die Lagebeziehung des Nervus medianus zur Arteria mediana ist bei allen Tieren und auch beim Menschen die gleiche.

Eine Abart der Mediana stellt die bei den Feliden vorkommende Arteria mediano-radialis dar. Bei diesen Tieren begleitet die Arteria mediana den Nervus medianus nur bis an die Radialinsertion des Pronator teres, hierauf biegt sie gegen die Radialrinne ab und begiebt sich, bedeckt vom Abductor pollicis, auf den Handrücken. Nachdem die Arterie ihren Weg durch das Interstitium metacarpeum secundum genommen, bildet sie den tiefliegenden Hohlhandbogen. Wir haben es hier demnach mit einer Kombination von zwei Gefässen zu thun, indem die proximale Hälfte der Arterie der Mediana, die distale, der Radialis entspricht.

Die distale Hälfte der Arteria mediana ist aber nicht geschwunden, sondern nur zurückgebildet, denn es zweigt von der Mediano-radialis ein feiner Ast ab, der in typischer Weise den Mediannerven in die Hohlhand begleitend, dortselbst einen rudimentären Gefässbogen etabliert.

Ausnahmsweise findet sich die Arteria mediano-radialis auch beim Menschen.

Das Auftreten der Arteria mediano-radialis steht nicht unvermittelt da, denn dieses Gefäss lässt sich aus dem vielen Tieren (den Beutlern, Nagern, Carnivoren) eigenen Ramus mediano-radialis leicht entwickeln. In beiden Fällen handelt es sich um den gleichen Gefässtypus, jedoch mit dem Unterschiede, dass in dem einen Falle der distale Teil der Mediana rudimentär und der Ramus mediano-radialis kräftig entwickelt ist, während sich in dem andern Falle gegensätzlich dieser Ast zurückgebildet und das distale Stück der Mediana mächtig entfaltet hat.

Die Arteria interossea war bei allen von mir untersuchten Tieren vorhanden. Die Stärke ihres Kalibers wechselt allerdings und es kann wohl einer ihrer Äste, wie beispielsweise die Interossea interna der Ungulaten, äusserst rudimentär sein oder vollends fehlen.

Bei jenen Säugetier-Ordnungen, die keine Ulnaris besitzen, löst sich die Brachialis am Vorderarme in zwei Äste auf, in eine Mediana und eine Interossea. Bei Gegenwart einer Arteria ulnaris sind auch zwei Spaltungsäste der Brachialis vorhanden, ein lateraler, die Mediana, und ein medialer, die Interosseo-ulnaris, aus der die Interosseae und die Ulnaris abzweigen. Die Recurrens ulnaris entspringt gewöhnlich aus dem Stamme selbst, oft auch noch die Interossea externa. Die Reihenfolge der aufgezählten Zweige stellt sich zumeist in der Weise dar, dass als erste die Recurrens ulnaris abgeht. Ihr folgt die Interossea externa, dieser die Ulnaris, während die Interossea interna die Fortsetzung des Stammes bildet.

Bei kräftiger Entwickelung der Arteria ulnaris, wie z. B. beim Menschen, erscheint die Interossea communis als Seitenast der Arteria ulnaris, bei Tieren mit schwach entwickelter Ulnaris, wie dies z. B. für die Caniden zutrifft, macht umgekehrt die Ulnaris den Eindruck eines Seitenastes der Interossea.

Der Ramus dorsalis der Interossea interna ist gewöhnlich vorhanden und zumeist stärker als der Ramus volaris desselben Gefässes; die Caniden, bei welchen der letztere kräftiger entwickelt ist, machen eine Ausnahme.

Die Arteria ulnaris ist rudimentär oder fehlt bei den Marsupialiern, Edentaten, Ungulaten und Chiropteren. Sie ist bei den Primaten kräftig, bei den anderen Ordnungen jedoch nur schwach entwickelt, bei einzelnen überhaupt bloss in ihrer proximalen Hälfte vorhanden.

Die untergeordnete Rolle, welche die Ulnaris bei den meisten Tiergruppen spielt, wird dadurch begreiflich, dass, solange die Mediana mächtig entfaltet ist, diese die Bildung des oberflächlichen Hohlhandbogens übernimmt. Bei guter Ausbildung der Ulnaris, wie dies bei den Halbaffen, Primaten und beim Menschen der Fall ist, formiert diese den oberflächlichen Hohlhandbogen während sich die Mediana zurückgebildet hat. Im Gegensatze hiezu beobachtet man beim Menschen, dass bei kräftiger Ausbildung der Mediana die Ulnaris schwächer erscheint.

Der beim Menschen so häufig vorkommende hohe Ursprung der Ulnaris repräsentiert keine Tierbildung; was Rojecki als hohe, eine Affenbildung darstellende Ulnaris bezeichnet, ist die Brachialis bei hohem Ursprunge der Radialis.

Arteria radialis. Die jüngste Form in der sich die Speichenpulsader zeigt, ist die der Arteria radialis superficialis, welche ausnahmsweise auch beim Menschen vorkommt. Der am Oberarme stattfindende Ursprung dieses Gefässes wechselt einigermassen; zumeist zweigt es unter der Mitte, im

unteren Drittel des Humerus von der Arteria brachialis ab, seltener, wie beim Känguruh, bei Hapale und bei Pteropus oberhalb der Mitte des Oberarmes, an oder über der Abgangsstelle der Profunda brachii.

Hinsichtlich der Lage der Radialis superficialis ist bemerkenswert, dass dieselbe bei tieferem Ursprunge gleich nach ihrem Entstehen den Nervus medianus und hierauf das distale Stück des Musculus biceps quert; bei hohem Ursprunge hingegen auf längerer Strecke vor dem Mediannerven herabzieht. Von der Radialis superficialis gehen zunächst am Oberarme Äste für die Beuger des Ellbogengelenkes, hauptsächlich für den Biceps ab, zuweilen sogar eine Nutritia humeri; am Unterarme schickt dieses Gefäss Zweige der radialen Muskelgruppe, bei den Halbaffen und bei Myopotamus auch den Fingerbeugern zu. Im einfachsten Zustande folgt es den radialen Hautnerven bis auf den Handrücken herab. Doch findet sich schon bei Macropus thetidis und bei den Prosimiern eine Modifikation, indem sich von der Radialis superficialis ein Ast lostrennt, welcher in der Radialrinne herabzieht und unter dem Abductor pollicis sich vorschiebend das Dorsum manus erreicht. Bei den niederen Affen wieder manifestiert sich gegenüber den Halbaffen eine höhere Entwickelungsform der Radialis superficialis darin, dass ihr in der Radialrinne eingetragener Ast stärker geworden ist und sich, ähnlich wie zuweilen beim Menschen, schon höher oben in den Ramus volaris und Ramus dorsalis teilt. Bei den anthropomorphen Affen endlich, rückt sowohl der Ursprung sowie auch die Spaltungsstelle der Radialis tiefer herab, und damit hat die Radialis (profunda) die für den Menschen typische Form erlangt.

Teilstücke der Radialis profunda sind demnach schon bei niederen Säugetierformen vorhanden. Es unterliegt ja keinem Zweifel, dass das distale Stück der Arteria mediano-radialis, ferner der Ramus mediano-radialis als Ganzes, dann der tiefe

Ast der Arteria radialis superficialis bei den Halbaffen der distalen Hälfte der Radialis profunda homolog sind.

Von unserer Radialis ist somit die distale Hälfte früher vorhanden als die proximale; sie stellt gleich der Medianoradialis der Katzen eine aus zwei Arterien aufgebaute Gefässkombination dar.

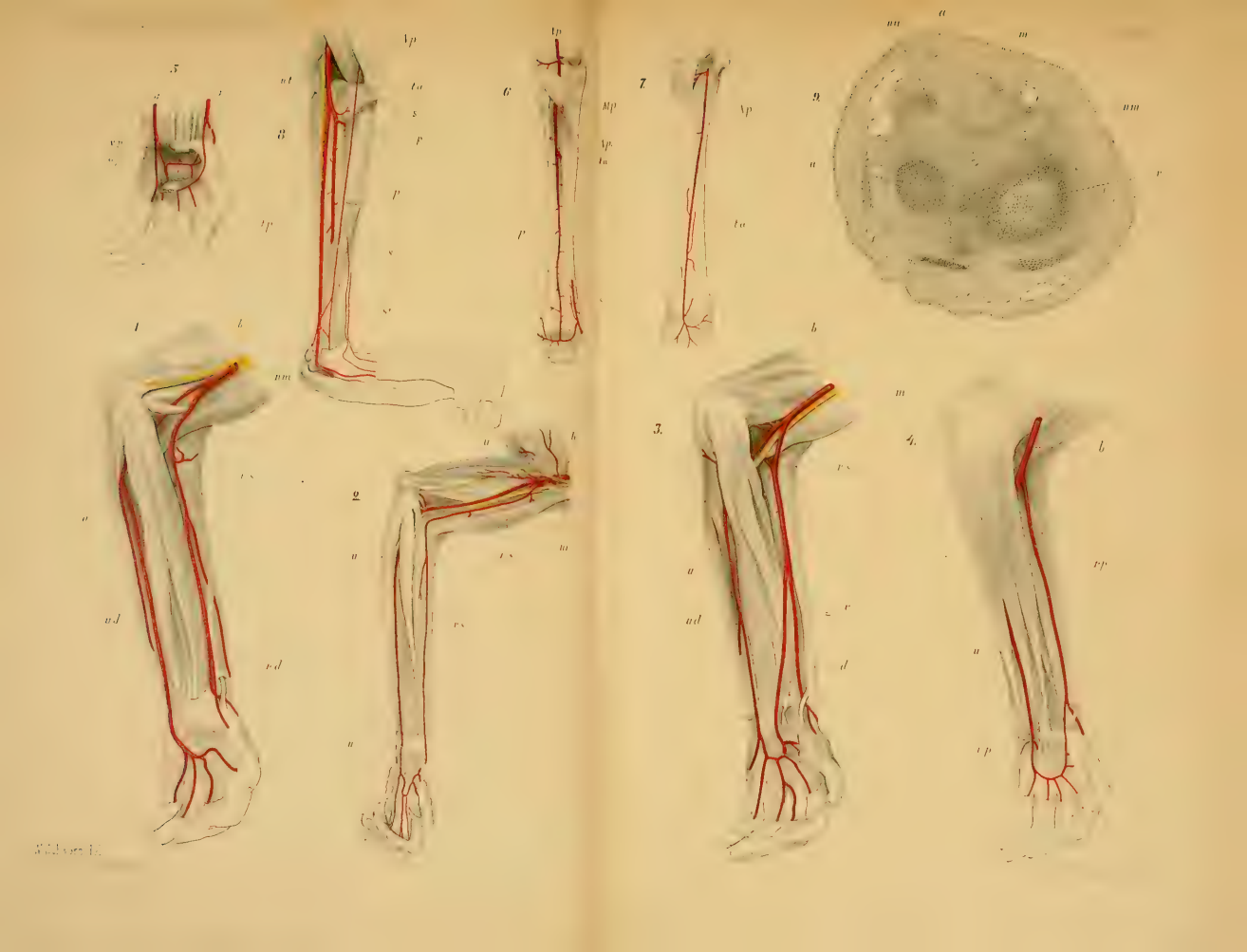
Der beim Menschen so häufig vorkommende hohe Ursprung der sonst typisch gelagerten Radialis, erweist sich als eine Affenähnlichkeit, wie dies schon von W. Theile hervorgehoben wurde, der ihn für Simia Jnuus als regelmässigen Befund beschreibt.

Schliesslich möchte ich es nicht unterlassen hervorzuheben, dass das vor dem Medianus herabziehende Vas aberrans (der Collateralstamm Ruges) zu dem Oberarmstücke der Radialis superficialis in sehr naher Verwandtschaft steht. Darauf deutet neben der gleichen Lage beider auch die nutritive Beziehung derselben zu dem Biceps und zu den radialen Muskeln des Vorderarmes hin. In dem Vas aberrans scheint das Oberarmstück der Radialis wiederzukehren, welches im Laufe der phylogenetischen Entwickelung verloren gegangen ist.

Der Arcus volaris sublimis wird bei den meisten Tieren von der Mediana gespeist; von den Halbaffen an übernimmt vorwiegend die Ulnaris die Bildung des oberflächlichen Hohlhandbogens, während die Radialis, die niederen Affen ausgenommen, hiebei weniger in Betracht kommt. Von dem Arcus volaris sublimis oder dessen Homologon stammen die Digitalarterien ab. Bei den Feliden ist der Arcus sublimis rudimentär.

Die Homologie der Volarverästelung der Mediana mit dem oberflächlichen Hohlhandbogen wird durch ihre gleiche Lage zu den Beugersehnen und zur Verzweigung des Nervus medianus nachgewiesen.

Arcus volaris profundus. Derselbe ist nicht bei allen Tieren entwickelt. Er wird beim Kaninchen, beim Hund und bei



anderen Tieren von der Interossea interna, bei den Feliden von der Mediano-radialis, bei den Primaten und beim Menschen von der Radialis beigestellt. Der tiefliegende Hohlhandbogen beteiligt sich mehr oder minder an der Zusammensetzung der Fingerarterien. Die Anastomosen der Arteriae digitales mit den Arteriae metacarpeae volares finden sich in den Interdigitalfalten. Bei der Katze, deren Arcus volaris sublimis rudimentär ist, werden die Fingerarterien hauptsächlich von dem tiefen Hohlhandbogen abgegeben.

Die Homologie der tiefliegenden Hohlhandarterie bei Tieren mit dem Arcus volaris profundus des Menschen, wird aus ihrer Lage zu den Zwischenknochenmuskeln und zum tiefliegenden Volaraste des Nervus ulnaris erschlossen.

Die Perforationsstelle des dorsalen Hauptstammes findet sich im ersten oder im zweiten Interstitium metacarpeum; ersteres bei Viverra, den anthropoiden Affen und beim Menschen, letzteres bei den Feliden, den Bären, den Halbaffen, und ausnahmsweise auch beim Menschen, hier zuweilen sogar mit einer Arteria radialis superficialis gepaart, in welchem Falle das Verhalten lebhaft an das für die Halbaffen Geltung habende Schema erinnert.

Wenn wir schliesslich das Alter der Vorderarmgefässe nach ihrem successiven Auftreten in der Reihe der Säugetiere bestimmen wollten, so müssten wir die Interossea als das älteste Gefäss ansehen; ihr folgt als nächstes die Mediana und ziemlich gleichzeitig mit dieser die Radialis superficialis sowie eine mangelhaft ausgebildete Ulnaris; hierauf die typische Ulnaris und endlich als jüngste Bildung die Radialis profunda.

Abarten der Radialis superficialis und der Ulnaris sind, wie im zweiten Teile dieser Schrift erörtert werden soll, schon bei den Reptilien vorhanden.

## Die Entwickelung der Arterien des Vorderarmes.

(Taf. V/VI, Fig. 9 und Taf. VII/VIII, Fig. 1—10.)

Wir haben aus der vergleichenden Betrachtung ersehen, dass sich jedesmal, mögen die Typen der Vorderarmarterien innerhalb der Säugetierordnungen noch so verschieden sein, die Arteria interossea im wesentlichen gleich bleibt. Sie bildet mit der Brachialis einen axialen Gefässstamm des Armes, um den sich die übrigen Arterien als Seitenäste gruppieren. Im Einklange damit hat die Durchsicht der beim Menschen vorkommenden Anomalien der Vorderarmarterien gezeigt, dass die Arteria interossea sich als sehr konstant erweist und selbst von tiefeingreifenden Abnormitäten unberührt bleibt. Es fehlt zur Vollgiltigkeit dieser Auffassung nur noch der Nachweis, dass die Interossea das primäre Stammgefäss des Vorderarmes repräsentiere. Zur Lösung dieser Frage standen mir:

8 Kaninchen-,

2 Katzen-, sowie

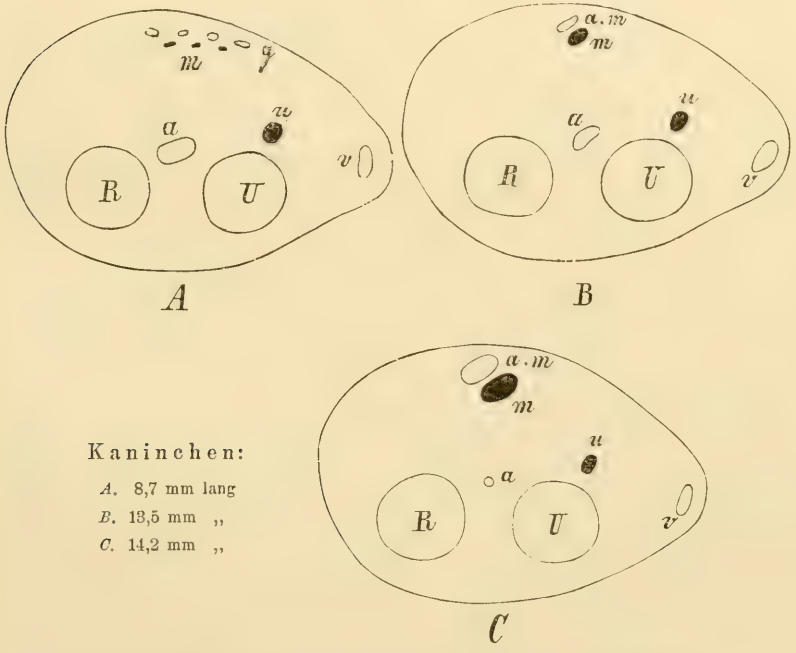
2 menschliche Embryonen aus verschiedenen Stadien der Entwickelung zur Verfügung, über deren Befund ich nun berichten möchte[1]).

Kaninchenembryo. Grösste Länge 8,9 mm, Kopflänge 7,5 mm, Skelettanlage nicht deutlich differenziert, jedoch immerhin an der dichteren Gruppierung der Mesodermzellen wohl zu erkennen. (Taf. VII/VIII, Fig. 7.)

Die am Oberarme zum Nervus medianus typisch gelagerte Arteria brachialis setzt sich am Vorderarme in ein tiefliegendes, axial nahe an die Skelettanlage herangerücktes Gefäss fort, welches von der Beugermasse bedeckt wird. (Taf. VII/VIII, Fig. 6—8a.) Diese axiale Arterie, die schon

1) Über die Ergebnisse dieser Untersuchung habe ich bereits kurz in den Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der sechsten und siebenten Versammlung berichtet.

F. Hochstetter[1]) gesehen und als centrale Arterie angesprochen hat, giebt knapp unter dem Ellbogengelenke einen perforierenden Zweig ab, welcher auf die dorsale Seite des Vorderarmes tritt. Die Stelle des Durchbruches befindet sich ebendort, wo im ausgebildeten Zustande die Arteria interossea externa das Zwischenknochenband durchsetzt. Der Nervus medianus liegt hier unmittelbar vor der axialen Arterie.




Kaninchen:
*A.* 8,7 mm lang
*B.* 13,5 mm „
*C.* 14,2 mm „

*R.* Radius. *U.* Ulna. *m.* Nervus medianus. *u.* Nervus ulnaris. *a.* axiale Arterie. *g.* Begleitgefässe des Medianus. *a.m.* Arteria mediana. *v.* mediale Randvene.

Näher der Hand spaltet sich vom Mediannerven ein Ast ab, der neben dem axialen Gefässe verbleibt, während der Stammnerv selbst, sich der Oberfläche zuwendend, unmittelbar

1) Über die Entwickelung der Extremitätsvenen bei den Amnioten. Morph. Jahrb. Bd. 17.

oberhalb der Hand bereits so oberflächlich lagert, dass zwischen Nerv und Arterie die ganze Masse der Flexorenanlage Platz findet.

Der die axiale Arterie begleitende Nerv dürfte der Nervus interosseus internus sein.

Der Stamm des Mediannerven erhält als Begleitung feine Gefässe, welche sich entlang der vollen Länge des Unterarmes, stets oberflächlich bleibend, ausbreiten.

Am distalen Ende des Vorderarmes spaltet sich die axiale Arterie in einen Ramus volaris und einen Ramus dorsalis, von welchen der letztere förmlich die Fortsetzung des Stammes bildet und sich am Handrücken in eine Reihe von Zweigen auflöst. Ob der Durchbruch des Ramus dorsalis am distalen Ende des Vorderarmes oder schon im Bereiche des Carpus erfolgt, vermochte ich nicht zu entscheiden.

Der Ramus volaris setzt sich in die Tiefe der Hohlhand fort und giebt daselbst das der Skelettanlage aufruhende, tiefliegende Volarnetz ab. (Fig. 6 *a*, *p*.) Oberflächlich in der Palma manus gewahrt man die Fortsetzung jener feinen Gefässe, die am distalen Ende des Unterarmes den Mediannerven begleitet haben. (Fig. 6—7 *a. s.*) In der unteren Partie des Handtellers rücken die beiden Gefässnetze der Vola ganz nahe aneinander und stehen durchAnastomosen in gegenseitigem Verkehr.

Kaninchenembryo. Grösste Länge 13,5 mm, Kopflänge 8 mm, Skelettanlage differenziert, in Verknorpelung begriffen.

Das axiale Gefäss verhält sich annäherungsweise wie im vorigen Stadium, nur hat es gleichzeitig mit seiner Fortsetzung auf das Dorsum manus ungeachtet der Grössenzunahme des Embryo an Kaliber ein wenig abgenommen.

Neu ist, dass die dem Mediannerven folgenden feinen Gefässe sich am Vorderarme beträchtlich ausgeweitet haben; sie bilden ein starkes Gefässrohr, welches proximal an der dorsalen, distal an

der volaren Seite des Nerven lagert. Dieses neu aufgetretene Gefäss entspricht der Arteria mediana.

Eine ähnliche Ausweitung haben die oberflächlichen Gefässe der Vola manus erfahren, so dass sie bereits mächtiger entfaltet sind als die tiefliegenden Zweige.

Die Einmündung der Mediana in die axiale Arterie findet sich neben der Abzweigungsstelle des oberen perforierenden Astes. Der Nervus medianus liegt hier an der ulnaren Seite der Arterie. An der gleichen Stelle sieht man einen feinen Zweig abgehen, der sich zum Nervus ulnaris begiebt.

Es sind demnach in diesem Stadium der Entwickelung zwei grössere arterielle Gefässe vorhanden, ein tiefliegendes, die axiale Arterie, und ein oberflächliches, die Arteria mediana; das axiale prävaliert noch, nur am distalen Teile des Vorderarmes zeigen beide Arterien die gleiche Stärke.

Kaninchenembryo. Grösste Länge 14,2 mm, Kopflänge 8 mm (Taf. V/VI, Fig. 9). Skelett bereits knorpelig. Die Arterien des Vorderarmes repräsentieren sich schon in dem für das ausgewachsene Kaninchen charakteristischen Zustande. Die Arteria mediana bildet nun das Hauptgefäss des Unterarmes und der Palma manus, während die axiale Arterie ihr gegenüber an Mächtigkeit auffallend stark zurückgetreten ist. Sie stellt ein feines, zwischen Radius und Ulna eingeschobenes Gefäss dar, welches streckenweise von dem Nervus interosseus internus begleitet wird und sich auch in seinem Handrückenaste bedeutend verjüngt hat.

Die Beschreibung der drei noch übrigen Kaninchenembryonen mit grössten Längen von 16, 19,5 und 20 mm, kann ich füglich unterlassen, da die Gefässverhältnisse im wesentlichen mit jenen des 14,2 mm langen Embryo übereinstimmen. —

Resumé: Aus der gegebenen Schilderung folgt:

a) Das primäre Arteriensystem des Vorderarmes baut sich auf Grundlage eines tiefliegenden axialen Gefässes auf. Diese

Formation erhält sich bis zur Zeit, in welcher der Embryo die Länge von 13 mm erreicht hat.

b) Am 13,5 mm langen Embryo tritt bereits die Arteria mediana auf, so dass nun zwei annäherungsweise gleichstarke Gefässbahnen nebeneinander bestehen.

c) Am 14,2 mm langen Embryo hat sich das axiale Gefäss bereits so stark zurückgebildet, dass von nun an die Mediana vermöge ihrer Präponderanz die Stammarterie des Vorderarmes darstellt.

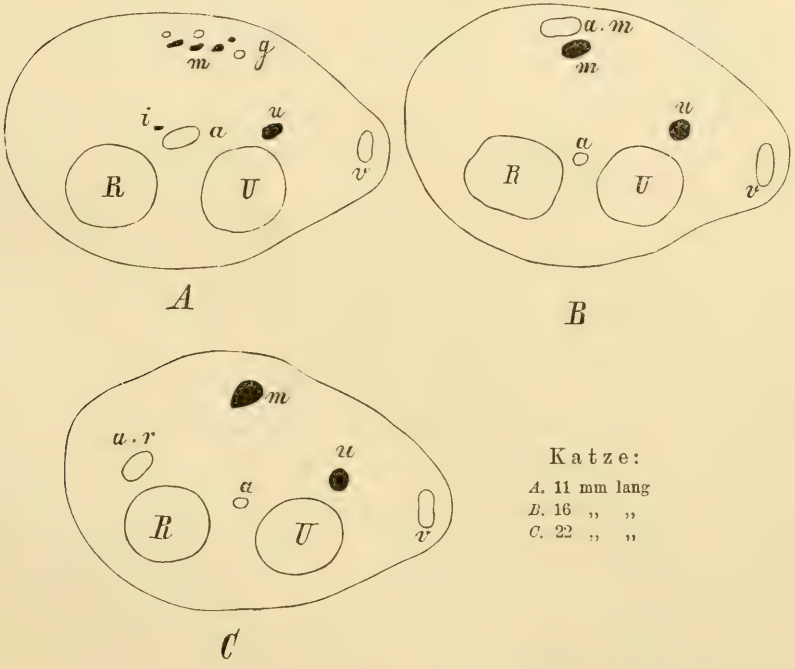
d) Beachtet man die Abgangsstelle der axialen Arterie sowie ihre Lage zur Umgebung und insbesondere zu dem Nervus interosseus internus, so steht es wohl ausser Frage, dass ihr Rudiment als Arteria interossea interna persistiert. (Der Rückenast der Interossea interna entspricht sehr wahrscheinlich der beim Embryo kräftig entwickelten, dorsalen Fortsetzung der axialen Arterie.) Hiefür spricht auch schon der Umstand, dass, während beispielsweise die Entwickelung der Mediana genau verfolgt werden kann, man nicht beobachten konnte, dass etwa neben oder an Stelle der axialen Arterie sich ein Gefäss entwickelte, welches als Interossea gedeutet werden dürfte.

Katzenembryo. Grösste Länge 11 mm, Kopflänge 7,2 mm. Skelettanlage noch nicht knorpelig (Taf. VII/VIII, Fig. 1).

Es findet sich in der Tiefe des Vorderarmes, bedeckt von den Beugern und zwischen den Anlagen der Vorderarmknochen gelagert, eine axiale Arterie (*a*), die proximal direkt in die Brachialis übergeht und am distalen Ende (?) des Unterarmes sich auf die dorsale Seite begiebt. Hier ruht sie anfänglich als ziemlich langes Rohr auf dem Handrücken und löst sich endlich in ein Netz auf. Der Mediannerv liegt anfänglich unmittelbar vor der axialen Arterie, nähert sich im Verlaufe gegen den Carpus der Oberfläche und wird da von feinen Gefässen begleitet. Von dem Nerven löst sich oben ein schwächerer Ast, der Nervus interosseus internus ab, der sich an die distale Partie der axialen Arterie hält.

Die obere perforierende Arterie verhält sich wie beim Kaninchen.

In der Vola manus existieren zwei Gefässramifikationen, eine oberflächliche als Fortsetzung der Begleitgefässe des Medianus und eine tiefliegende als Endverzweigung der axialen Arterie.




*R.* Radius. *U.* Ulna. *m.* Nervus medianus. *u.* Nervus ulnaris. *a.* axiale Arterie. *g.* Begleitgefässe des Nervus medianus. *a. m.* Arteria mediana. *a. r.* Arteria mediano-radialis. *v.* mediale Randvene. *i.* Nervus interosseus internus.

Die Zwischenräume der Metacarpen passieren starke Äste, die das tiefliegende Volarnetz mit den Handrückengefässen verknüpfen.

Neben dem Nervus ulnaris finden sich feine Gefässe, aus denen offenbar später die Arteria ulnaris hervorgeht.

Katzenembryo. Grösste Länge 16 mm. Skelett knorpelig (Taf. VII/VIII, Fig. 2).

Die axiale Arterie ist nicht mehr so stattlich entwickelt wie im früheren Stadium; dagegen hat sich an Stelle der den Nervus medianus begleitenden feinen Gefässe eine zum Mediannerven typisch gelagerte Arteria mediana ausgebildet.

Die obere perforierende Arterie ist ziemlich stark, die untere rudimentär. In der Nachbarschaft der ersteren zweigt eine schwache Ulnaris ab.

Katzenembryo. Grösste Länge 22 mm (Taf. VII/VIII, Fig. 3 u. 4). Die axiale Arterie ist zur Interossea interna reduziert, und auch an der Mediana ist eine Veränderung eingetreten; es ist nämlich ihre distale Hälfte samt dem oberflächlichen Hohlhandbogen verkümmert, und zum Ersatz hiefür hat sich offenbar der Ramus mediano-radialis so stark erweitert, dass der Blutstrom der Stammarterie von der volaren auf die dorsale Seite abgelenkt wurde. Die Involution der distalen Mediana-Hälfte lässt sich genau verfolgen; man sieht ganz deutlich, dass, während am 16 mm langen Katzenembryo das Endstück des Nervus medianus von einer stattlichen Arterie begleitet wird, an jenem mit einer Länge von 22 mm, nur mehr ganz feine Gefässröhrchen den Verzweigungen des erwähnten Nerven folgen. Leider standen mir keine geeigneten Präparate zu Gebote, die mir auch das Studium über das Auftreten und die Metamorphose des Ramus mediano-radialis hätten gestatten können.

Resumé: Wir beobachten hinsichtlich der Entwickelung der Vorderarmarterien bei der Katze nachstehende Stadien:

Erstes Stadium: Auftreten der axialen Arterie.

Zweites Stadium: Ausbildung der Arteria mediana auf Kosten des axialen Gefässes, welches sich nun stark zurückbildet.

Drittes Stadium: Rückbildung der distalen Partie der Mediana bei gleichzeitiger Ausweitung des Ramus mediano-radialis, wodurch die Arteria mediano-radialis etabliert wird.

Der phylogenetische Prozess des letzterwähnten Gefässes lässt sich demnach auch noch ontogenetisch verfolgen.

Verglichen mit der Entwickelung beim Kaninchen, erscheint bei beiden übereinstimmend als primäres Stammgefäss des Vorderarmes eine axial gelagerte Arterie, die später von der Mediana abgelöst wird. Dagegen besteht der Unterschied, dass beim Kaninchen die der primären Bahn folgende Gefässform persistiert, während bei der Katze die Mediana eine neuerliche Wandlung durchmacht. Die letzterwähnte Arterie stellt demnach bei den Feliden bloss eine Zwischenform dar, aus der sich nach kurzem Bestande das definitive Arteriennetz herauskrystallisiert.

Menschliche Embryonen. An den zwei menschlichen Embryonen, von welchen der jüngere eine Länge von 7 mm, der ältere eine Länge von 11 mm besass, konnte mit Sicherheit festgestellt werden, dass, ähnlich wie beim Kaninchen und bei der Katze, das primäre Gefäss des Vorderarmes axial zwischen den Anlagen der beiden Vorderarmknochen verläuft. Dieser Befund wurde von Lebouc q[1]) bestätigt, der an sehr jungen menschlichen Embryonen Untersuchungen angestellt hat.

Der Vergleich der embryologischen Verhältnisse mit den definitiven ergiebt, alles zusammengefasst, nachstehende Resultate:

a) Das primäre axiale Gefäss ist im reduzierten Zustande als Interossea erhalten. (Ob beim Delphin der primäre Zustand erhalten geblieben ist oder nicht, kann ich nicht entscheiden.) Beim hohen Ursprunge beider Vorderarmarterien des Menschen hoher Ursprung der Interossea nach Angabe der Autoren), ferner in den Fällen von mangelhafter Ausbildung der Ulnaris, wo sekundäre Gefässe erst am distalen Ende des Unterarmes den Ersatz des Fehlenden besorgen, ist das ursprüngliche Gefässverhalten noch einigermassen zu erkennen.

[1]) Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf d. siebenten Versammlung.

b) Die arteriellen Hauptbahnen, denen wir am Vorderarme der Säugetiere und des Menschen begegnen, stellen sekundäre Bildungen dar.

c) Der oberflächliche Hohlhandbogen gehört anfänglich der Mediana an, und seine Bildung wird erst bei den Halbaffen und Primaten von der Ulnaris, teilweise auch von der Radialis übernommen.

d) Der tiefliegende Hohlhandbogen gehört ursprünglich der axialen Arterie an; (dieses Verhalten persistiert z. B. bei den Caniden) oder derselbe wird später, wie bei den Feliden, von der Arteria mediano-radialis oder aber, wie bei den Affen und bei dem Menschen, von der Arteria radialis dargestellt.

e) Die Richtigkeit der auf Grundlage der makroskopischen Anatomie aufgestellten Behauptung, wonach es falsch ist, die Interossea von der Ulnaris abzuleiten, wird durch die Entwicklungsgeschichte bekräftigt. Die Interossea tritt nämlich vor der Ulnaris auf, und man hat demnach, wenn man konsequent bleiben soll, die Interossea als Stammgefäss, dagegen die Radialis [1]), die Recurrens ulnaris, die Interossea externa und die Ulnaris als Seitenzweige zu betrachten. Nachdem aber das grössere Kaliber der Ulnaris beim Erwachsenen es vom deskriptiv anatomischen Standpunkte nicht gestattet, dieses Gefäss von der Interossea abzuleiten, so dürfte die auf pag. 53 enthaltene Schilderung der Arterienverhältnisse des menschlichen Vorderarmes noch am ehesten den Anforderungen der beschreibenden Anatomie entsprechen.

f) Das typische Vorhandensein einer rudimentären Arteria mediana beim Menschen und bei den Affen, die bei dem ersteren [2])

[1]) Dass die Arteria radialis bei jungen menschlichen Embryonen sehr schwach ist, hat Ruge angegeben.

[2]) Ob das Gleiche auch für die Affen Geltung habe, ist wahrscheinlich, aber nicht bekannt.

häufig genug durch kräftige Ausbildung wieder eine funktionelle Bedeutung erlangt, legt es sehr nahe, dass es sich diesfalls nicht sowohl um eine zufällige Bildung, als vielmehr um einen Rückschlag zu einer älteren Form handelt. Dafür spricht nicht allein die grosse Verbreitung der Mediana, sondern auch, wie z. B. bei der Katze, ihr Auftreten bei einem anders gearteten Gefässtypus als vorübergehende Form. Zur endgiltigen Erledigung dieser Frage hätte es aber des Nachweises bedurft, dass auch beim Menschen das primäre axiale Vorderarmgefäss zunächst von einer Mediana abgelöst werde, ein Nachweis, den zu erbringen mir leider aus Mangel an geeignetem Materiale nicht möglich war.

(Nach den Resultaten, die J. Janosik[1]) aus seinen Untersuchungen gewonnen, soll in der That der menschliche Embryo eine gut entwickelte Mediana besitzen. Dieser Autor behauptet, dass sich ursprünglich die Arteria brachialis am Vorderarme in eine Mediana fortsetze, die noch beim drei Monate alten Embryo gut entwickelt sei, während die Interossea communis eine spätere Bildung darstelle.

Nach Janosik ist es daher nicht richtig zu sagen, die Brachialis teile sich in die Radialis und Ulnaris; denn die Oberarmschlagader spaltet sich eigentlich in die Mediana und in die Radialis. Die Ulnaris und die Interossea dagegen sind bloss Zweige der Arteria mediana. Es ist wohl möglich, dass beim dreimonatlichen Embryo die Mediana relativ stärker entfaltet ist als beim Neugebornen, aber sie als primäres Gefäss des Vorderarmes anzusprechen, dazu haben wir nach meinen Untersuchungen keine Berechtigung. Es ist nicht auszuschliessen, dass wir beide das Gleiche gesehen haben, jedoch finde ich mich genötigt, aus den Bildern andere Schlüsse zu ziehen als dies Janosik gethan hat.)

1) Sur les vaisseaux sanguins et les nerfs des membres superieurs chez l'homme et chez quelques autres animaux. Arch. bohêmes de médecine T. IV. Prague 1891.

g) Die aus der Untersuchung der Kaninchenembryonen gewonnenen Ergebnisse erhärten die früher gemachte Angabe, dass unter den Arterien des Vorderarmes die Interossea als Überbleibsel der ältesten Formation anzusehen sei.

## Die Unterschenkelarterien des Kaninchens.

(Taf. V/VI, Fig. 6 u. 7 und Taf. VII/VIII, Fig. 9 u. 10.)

Es schien mir für unseren Gegenstand nicht ohne Belang, zu untersuchen, ob die embryonalen Verhältnisse der Unterschenkelarterien mit jenen des Vorderarmes kongruieren oder nicht. Die folgenden Auseinandersetzungen behandeln diese Frage bloss fragmentarisch, da ich bisher nur Kaninchenembryonen untersucht habe. Der Beschreibung der Umwandlungen, die sich während der Entwickelung an den Unterschenkelarterien des genannten Tieres abspielen, will ich einige vergleichend-anatomische Daten vorausschicken und zunächst über die Unterschenkelarterien des ausgewachsenen Kaninchens berichten.

Am ausgewachsenen Kaninchen giebt die Arteria femoralis vor ihrem Eintritte in den Adductorenschlitz die Arteria saphena[1]) ab und setzt sich hierauf als Arteria poplitea in die Kniekehle fort. Im Bereiche des Kniegelenkes liegt dieses Gefäss nicht wie beim Menschen auf dem Musculus popliteus, sondern bedeckt von diesem, auf der Gelenkskapsel (Fig. 6).

Die Arteria saphena steigt an der Innenseite des Unterschenkels gegen den Fuss hinab und schliesst sich oberhalb des Sprunggelenkes dem Nervus tibialis posticus an (Fig. 6, *s*).

Das distale Stück der Arteria saphena entspricht demnach einem Teile unserer Tibialis postica, und somit hat W. Krause[2]) recht, wenn er das distale Stück der Arteria saphena geradezu als Tibialis postica bezeichnet. In der Fussohle angelangt, bildet

[1]) W. Theile, Müllers Archiv 1852 nennt dieses Gefäss Pediaea.
[2]) Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1884.

die Arteria saphena den oberflächlichen Gefässbogen; dieser entsendet die Digitalarterien.

Die Arteria poplitea verzweigt sich in folgender Weise: Sowie sie den Unterschenkel erreicht hat, giebt sie einen ziemlich starken Ast ab, der ähnlich wie unsere Tibialis antica auf die Streckseite übertritt, sich aber alsbald in den Zehenstreckern verliert. Die Poplitea verläuft hierauf $1^1/_2$—2 cm nach abwärts, bis an jene Stelle, wo die Tibia mit der Fibula verwachsen ist. (Fig. 6.) Hier spaltet sich das Gefäss in einen schwächeren hinteren und einen stärkeren vorderen Zweig. Letzterer schiebt sich durch die Membrana interossea und zieht als Tibialis antica und Dorsalis pedis typisch weiter (Fig. 7); ersterer setzt sich, soweit das Interstitium interosseum reicht, zwischen Tibia und Fibula gelegen, als Verlängerung der Poplitea bis an das Sprunggelenk fort und inoskuliert hier in die Arteria saphena (Fig. 6 *p*).

Verglichen mit den Arterien am Unterschenkel des Menschen, zeigt sich, dass

a) das proximale, längere Stück der Tibialis postica fehlt,

b) die Tibialis antica zwar vorhanden ist, aber tiefer unten durchbricht, und

c) die Stammarterie, wesentlich abgeschwächt, sich gegen das Sprunggelenk fortsetzt. W. Krause nennt dieses Gefäss Arteria peronea, und ich billige seine Auffassung.

Diese Arterie kann, verglichen mit den Gefässen des menschlichen Unterschenkels, nicht der Tibialis postica an die Seite gestellt werden, da sie keine Beziehung zum Nervus tibialis posticus besitzt, wohl aber der Peronea, mit der sie hinsichtlich der Lage übereinstimmt.

Die Dorsalis pedis formiert den tiefliegenden Bogen, aus dem die Arteriae metatarseae hervorgehen.

Beim Hund liegen ähnliche Verhältnisse vor, nur zweigt hier schon am unteren Rande des Musculus popliteus ein Ast

ab. Ellenberger und Baum[1]) bezeichnen denselben als Rudiment der Tibialis postica, eine Angabe, der ich nicht beipflichten kann, weil das Gefäss in den Flexor hallucis eindringt und, wie dies Hyrtl für die Peronea des Menschen beschrieben hat, in einem Sehnenkanal liegt, den der Fibularansatz des genannten Muskels herstellt. Das Endstück des Gefässes anastomosiert mit der Saphena und setzt sich hinter dem Malleolus externus nach abwärts fort. Die in Rede stehende Arterie entspricht aus diesem Grunde eher der Arteria peronea.

Die Poplitea verlängert sich direkt in die Tibialis antica, die als Dorsalis pedis zwischen 1. und 2. Metatarsus in die Fussohle übergeht. Die Arteria saphena bildet in der Planta pedis einen schwachen oberflächlichen, die Dorsalis pedis einen starken tiefliegenden Bogen, welch letzterer lateral in typischer Weise durch einen Ast der Arteria plantaris externa abgeschlossen wird.

Galictis vittata zeigt am Unterschenkel ein Arteriennetz, welches mit dem des Hundes korrespondiert. Die Tibialis antica folgt dem gleichnamigen Nerven. Dagegen findet sich zwischen Flexor digitorum und Flexor hallucis eine stärkere Muskelarterie, die möglicherweise als Rudiment der Tibialis postica (ihres proximalen Stückes) gedeutet werden darf.

Lemur catta (Taf. V/VI, Fig. 8). Die Arteria saphena (*s.*) ist rudimentär und verläuft am Oberschenkel nicht mehr oberflächlich, sondern vom Sartorius und Gracilis bedeckt. Sie zweigt vom Stamme an der Übergangsstelle der Cruralis in die Poplitea ab. Die rudimentäre Saphena erreicht die Planta nicht und inoskuliert oberhalb des Sprunggelenkes in die Tibialis postica (*s.*[1]).

Die Arteria poplitea liegt bereits wie beim Menschen auf dem gleichnamigen Muskel; sie teilt sich am unteren Rande dieses Muskels in die mit dem Nervus tibialis posticus verlaufende

[1]) l. c.

hintere Schienbeinarterie und in einen Truncus communis für die Tibialis antica und die Peronea.

Die Tibialis postica bildet in der Fussohle den oberflächlichen Bogen.

Die Tibialis antica endigt hoch oben als Muskelarterie; nur eine den Nervus peroneus superficialis begleitende Arterie, die auch beim Hund vorhanden ist, gelangt bis auf den Fussrücken herab. Ein Ersatz wird von Seite der Peronea geboten, deren Ramus perforans zur Dorsalis pedis wird.

Hapale Rosalia. Die Arteria saphena wird in der Kniegegend von dem Sartorius bedeckt. Sie gabelt sich etwa in der Mitte des Unterschenkels in zwei Äste, in einen vorderen und einen hinteren Ast. Der vordere wird zur Dorsalis pedis, der hintere, stärkere zur Tibialis postica. Die letztere setzt sich, in der Planta pedis angelangt, direkt in eine Arterie fort, die neben dem Stamm des Nervus plantaris internus gelagert, bis an die Hautfalte zwischen der dritten und vierten Zehe verläuft und sich hier in zwei Arteriae digitales teilt. Von dem Stamme dieser Plantararterie zweigt hinten zunächst eine ausnehmend schwache Plantaris externa ab, dann am medialen Rande zwei Digitales communes für das erste und zweite Interstitium, endlich am lateralen Rande eine Digitalis communis für das vierte Interstitium. Entsprechend den Digitalfalten zerfallen auch diese Gefässe in je zwei Arteriae digitales.

Der tiefliegende Arterienbogen ist nur mangelhaft entwickelt und wird von der Plantaris externa sowie von den Rami perforantes der Intermetatarseae dorsales beigestellt.

Die Arteria poplitea giebt noch in der Kniekehle einen starken Ramus muscularis für den Gastrocnemius ab und schreitet sodann über den Musculus popliteus hinweg, um sich unterhalb desselben in die Tibialis antica und in die Peronea zu spalten. Erstere ist rudimentär und endigt als Muskelarterie; die Peronea verläuft als Fortsetzung der Stammarterie und bedeckt von dem

Flexor hallucis, der Fibula angeschlossen nach abwärts, erreicht das Sprunggelenk und sendet am distalen Ende des Unterschenkels eine Peronea perforans ab.

Eine typische Arteria tibialis postica fehlt; der gleichnamige Nerv bleibt bis an jene Stelle, wo sich demselben das Endstück der Saphena anschliesst, ohne Arterienbegleitung.

Diese Angaben stehen im Widerspruch zu den Resultaten, die J. Papowsky[1]) erhalten hat; nach diesem Autor giebt die Arteria poplitea der Arktopitheken je eine Tibialis antica und postica ab, welche sich beide in den Muskeln verlieren, während eine Peronea überhaupt nicht vorhanden sein soll.

Rhesus nemestrinus. Die Arteria saphena liegt wie beim Hund und beim Kaninchen oberflächlich auf der Muskulatur des Oberschenkels. Am Unterschenkel spaltet sie sich in drei Äste: Ein starker Ast tritt in Begleitung des Nervus peroneus profundus unter dem Musculus tibialis anticus auf die äussere Seite des Unterschenkels über und wird zur Dorsalis pedis. Diese durchsetzt das Interstitium metatarseum secundum und bildet den tiefliegenden Bogen.

Ein schwächerer zweiter Ast, der gleichfalls den Fussrücken erreicht, begiebt sich zum Interstitium metatarsale primum und sendet einen Ramus perforans dem tiefliegenden Bogen zu.

Der dritte Ast steuert unter dem Tibialis posticus der hinteren Seite des Unterschenkels zu und senkt sich knapp oberhalb des Sprunggelenkes in den Teilungswinkel der Tibialis postica ein.

Die Arteria poplitea liegt auf dem gleichnamigen Muskel, giebt an dem unteren Rande des letzteren die Tibialis antica ab, setzt sich dann in einer Länge von 1.3 cm distalwärts fort und spaltet sich nun in die Tibialis postica und in die Peronea.

---

[1]) Phylogenesis des Arteriensystems der unteren Extremität bei den Primaten. Anat. Anzeiger Nr. 20, 1893.

Die Tibialis antica ist mässig entwickelt, begleitet nur die proximale Hälfte des Nervus peroneus profundus und verschwindet in den Muskeln an der äusseren Seite des Unterschenkels ohne den Fussrücken zu gewinnen; ihre distale Hälfte fehlt, daher der genannte Nerv eine Strecke weit ohne Arterienbegleitung hinzieht, bis an jene Stelle nämlich, wo er der Dorsalis pedis aus der Saphena begegnet.

Die Tibialis postica verläuft typisch mit dem hinteren Schienbeinnerven in der Rinne zwischen Flexor communis und Flexor hallucis herab und spaltet sich am Sprunggelenke in eine stärkere Plantaris interna und eine schwächere Plantaris externa, welche gemeinsam einen schwachen oberflächlichen Bogen abschliessen. Die letztere kommuniziert überdies an der typischen Stelle mit dem tiefliegenden Bogen.

Die Peronea geht als direkte Fortsetzung der Arteria poplitea zunächst nach aussen und eilt längs der Fibula bis unter die Mitte des Unterschenkels herab; hierauf zieht sie, in die Membrana interossea eingeschlossen, gegen das Sprunggelenk, schickt einen kurzen kräftigen Ramus perforans zur Dorsalis pedis, während die Fortsetzung des Stammes selbst hinter dem Malleolus externus als zarte Arterie endigt. —

Resumé: Wir finden am Unterschenkel der aufgezählten Tiere nachstehende Arterien.

a) die Arteria saphena,

b) die Tibialis antica,

c) die Tibialis postica,

d) die Arteria peronea.

Die Saphena liegt am Oberschenkel oberflächlich oder bedeckt vom Sartorius, ersteres beim Hund und bei Rhesus nemestrinus, letzteres bei Lemur catta. Das Gefäss ist kräftig entwickelt und wird zum Hauptgefässe des Unterschenkels, wie z. B. bei Hapale, wo es die rudimentäre Tibialis antica und die

fehlende hintere Schienbeinarterie ersetzt, in anderen Fällen bildet es nur die Tibialis antica, wie bei Rhesus, oder ist endlich rudimentär, wie bei Lemur catta.

Solange eine Arteria saphena vorhanden ist, wird der oberflächliche Bogen von ihr gebildet, während der tiefliegende Bogen von dieser oder von einem Aste der Poplitea beigestellt wird. Übernimmt dagegen die Poplitea die Verzweigung der Saphena, wie dies z. B. bei Lemur catta stattfindet, dann bildet sich die letztere auch zurück. Die Grundlage, auf der die Poplitea die Verästelung der Saphena teilweise an sich bringt, ist eine Anastomose zwischen dem letztgenannten Gefässe und der Tibialis postica im Bereiche des Sprunggelenkes.

Der Arcus plantaris profundus ist stets schwächer als der oberflächliche Bogen, weil dieser zum grösseren Anteile den Arteriae digitales den Ursprung giebt.

Die typische Arteria tibialis antica verhält sich wie beim Menschen oder ist rudimentär.

Die typische Arteria tibialis postica (ihr proximales Stück) fehlt beim Kaninchen, bei Hapale und wahrscheinlich auch beim Hund.

Die Arteria peronea ist vorhanden beim Kaninchen, bei Hapale, bei Rhesus nemestrinus, bei Lemur catta, dagegen fehlt sie bei Galyctis vittata.

Die Unterschenkelarterien des Menschen. Die Astfolge dieser Gefässe beschreibt man gemeiniglich in der Weise, dass man die Arteria poplitea unter dem Sehnenbogen des Soleus in ihre beiden Endäste, die Tibialis antica und die Tibialis postica zerfallen lässt, während die Peronea, welche, wie schon J. Hyrtl[1]) bemerkt, in der Fortsetzung der Poplitea liegt, als Seitenzweig der hinteren Schienbeinschlagader geschildert wird.

1) Über normale u. abnorme Verhältnisse d. Schlagadern d. Unterschenkels. Denkschr. d. kaiserl. Akad. Bd. 23, Wien 1864.

Ich halte die Langer-Toldt'sche [1]) Auffassung, wonach die drei Unterschenkelarterien sich in der Art von der Poplitea abspalten, dass zuerst die Tibialis antica abzweigt und 2 cm tiefer sich der Stamm in die Tibialis postica und Peronea teilt, für richtiger. Hiefür spricht, abgesehen von dem deskriptiven Verhalten, auch schon der Komplex von Varietäten, die an den bezeichneten Arterien vorkommen.

Unter den drei Unterschenkelarterien ist die Peronea das konstanteste Gefäss, dagegen variiert die Tibialis postica insoferne, als sie gar nicht selten hoch entspringt oder gleich der vorderen Schienbeinarterie verkümmert [2]). Bei der sogenannten hohen Teilung leitet man die Peronea von der Tibialis antica ab, was höchst paradox klingt und anatomisch nicht zu rechtfertigen ist; man begeht eben auch hier wieder den Fehler, die Begriffe, „hoher Ursprung" und „hohe Spaltung" zu verwechseln [3]). In dem citierten Falle verhält sich also nur die Tibialis postica, die zu hoch oben entspringt, abnorm, während im übrigen alles beim Alten geblieben ist. Das Stammgefäss giebt nach wie vor die vordere Schienbein- und die Wadenbeinarterie ab oder setzt sich, mit anderen Worten, nach Abgabe der Tibialis antica in die Peronea fort. Hiemit wird verständlich, dass die Peronea und die Tibialis antica, ähnlich wie dies auch beim Fehlen der hinteren Schienbeinarterie zutrifft, aus einem Stamme entspringen.

Die Arteria saphena wird beim Menschen nur durch die von Hyrtl beschriebene, höchst rudimentäre Arterienkette vertreten, welche den Nervus saphenus major begleitet.

Hinsichtlich der Arterien der Planta pedis des Menschen habe ich die Bemerkung anzubringen, dass ein oberflächlicher

---

1) Lehrb. d. system. u. topograph. Anat. Wien 1893.

2) J. Hyrtl, Über normale und abnorme Verhältnisse etc.

3) Künftige Bearbeiter der Anomalien des menschlichen Körpers werden hinsichtlich der Gefässe des Beines und des Armes auf Grundlage der richtigen Auffassung eine passendere Terminologie als die bisherige zu schaffen haben.

Bogen, ähnlich wie bei den Tieren, wenn auch nur schwach ausgebildet, so doch vorhanden ist, und dass es somit an einer Arterienverzweigung, auf deren Grundlage sich der als Anomalie beschriebene Arcus plantaris sublimis entwickelt, keineswegs fehlt. Den oberflächlichen Bogen speisen die Plantaris interna, dann die Plantaris externa, die auch eine Strecke weit dem gleichnamigen Nerven beigelagert ist, und endlich eine sehr häufig auftretende Arteria plantaris media, die sich von der inneren Fussohlenarterie ablöst. Die Plantaris media folgt dem Stamme des Nervus plantaris internus und spaltet sich in 2 oder 3 Zweige, die mit den primären Ästen des Nerven verlaufen und entsprechend den Metatarsophalangealgelenken in die Digitales communes inoskulieren. Eine ähnliche, oberflächliche 3. bezw. 4. Arterie entstammt oft dem tiefliegenden Bogen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Plantaris media jener Arterie entspricht, die sich bei Hapale als Hauptast gegen den Vorderfuss fortsetzt.

Wenn es gestattet ist, die Unterschenkelarterien mit den Arterien des Vorderarmes zu vergleichen, so dürfte es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Tibialis antica der Interossea externa, die Tibialis postica der Arteria mediana entspricht. Die Arteria peronea anlangend, wird von Stieda[1]) auf Grundlage von Untersuchungen über die Varietäten der Unterschenkelarterien die Ansicht verfochten, dass sie die Interossea interna am Beine repräsentiere. Die Radialis stellt Stieda der Tibialis postica an die Seite, während das Analogon der Ulnaris fehlen soll.

Ich muss Stieda widersprechen, da nach meiner Überzeugung am Unterschenkel nicht nur das Analogon der Ulnaris, sondern auch jenes der Radialis fehlt, bin jedoch hinsichtlich der Homologisierung der Arteria peronea ganz seiner Ansicht. Ich stimme in letzterem Punkte vorwiegend aus dem Grunde

[1]) Im Anschluss an meinen Vortrag in Göttingen 1893.

Stieda zu, weil, wie ich nun zeigen werde, am Unterschenkel des Kaninchens eine axiale Arterie auftritt, aus der die Peronea hervorgeht.

Kaninchenembryo. Grösste Länge 7,7 mm (Fig. 9 u. Schema A).

An der Wadenseite des Unterschenkels findet sich, wie schon Leboucq[1]) angiebt, als Fortsetzung der Arteria ischiadica der Skeletanlage anliegend ein starkes axiales Gefäss mit zwei gegen die Streckseite perforierenden Ästen, deren oberer ungefähr die Stelle einhält, wo beim ausgewachsenen Tiere die Tibialis antica durchbricht, indes der untere, als verlängerte axiale Arterie auf den Fussrücken gelangt und sich daselbst verzweigt. Das distale Ende der axialen Arterie beteilt plantarwärts die Fussohle mit einigen Zweigen, die in die Tiefe der Sohle eindringen.

Der Nervus tibialis posticus ist distal am Unterschenkel von der axialen Arterie durch die Anlage der hinteren Muskulatur geschieden.

Von einer Arteria saphena ist nichts zu bemerken, doch folgen ganz feine Gefässchen der unteren Hälfte des Nervus tibialis posticus in ähnlicher Weise wie solche am Unterarme den Medianus begleiten.

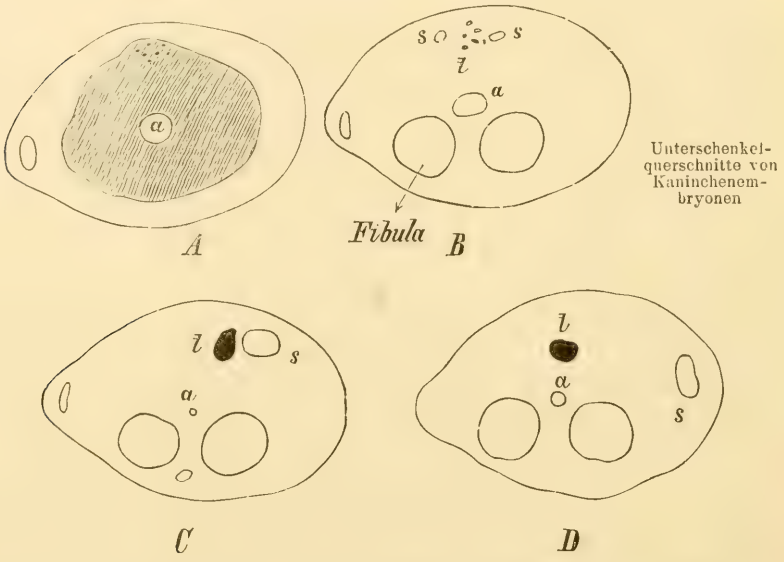
An einem 8,9 mm, einem 11 und einem 11,5 mm langen Kaninchenembryo ist keine wesentliche Veränderung zu beobachten, dahingegen zeigt sich an einem 13,5 mm langen Embryo bereits ein gewichtiger Unterschied, indem sich hier entlang dem distalen Teile des Nervus tibialis posticus einige stärkere Gefässe vorfinden (Schema B).

An einem 16 mm langen Kaninchenembryo ist die axiale Arterie schon in Rückbildung begriffen, kompensatorisch die Arteria saphena gut entwickelt. (Fig. 10.)

---

[1]) l. c.

Am 20 mm langen Embryo endlich ist das axiale Gefäss distal rudimentär, und die Saphena sowohl als die übrigen Arterien weisen nunmehr den definitiven Zustand auf (Schema C u. D). Das axiale Gefäss hat den grössten Teil seiner Verzweigung an andere Arterien abgegeben, und damit ist seine Rückbildung genügend motiviert. Die Grundlage, auf der die Arteria saphena die Verzweigung des axialen Gefässes übernimmt, dürfte jene Anastomose sein, die beim Kaninchen zwischen der Peronea und der Saphena erhalten ist.




Unterschenkelquerschnitte von Kaninchenembryonen

*A.* 7,7 mm, *B.* 13,5 mm, *C.* 20 mm, *D.* 20 mm lang, (proximalwärts vom vorigen).
*a.* axiale Arterie, *s.* Arteria saphena, *t.* Nervus tibialis posticus.

Jenes Stück der axialen Arterie, das erhalten bleibt, repräsentiert den in der Fortsetzung der Poplitea gelegenen Arterienstamm des Unterschenkels sammt der Peronea. Da nun das axiale Gefäss am Unterschenkel dem des Vorderarmes entspricht, so dürfen auch deren Derivate in eine Reihe gestellt werden. Hienach sind die Peronea und die Interossea interna als verwandte Bildungen zu betrachten.

Die Peronea des Menschen ist gleich der Interossea ein sehr konstantes Gefäss. Dasselbe tritt daher auch beim Fehlen der anderen (der Tibialis antica und postica) für diese ein, während es selbst kaum je fehlen dürfte. Am schönsten ist die Substitution der Schienbeinarterien durch die Peronea in einem Falle unserer Sammlung ausgeprägt, in welchem die verkümmerte Arteria tibialis antica schon hoch oben in den Muskeln endigt, während die Tibialis postica ganz zu fehlen scheint; an ihrer gewöhnlichen Abgangsstelle entspringt ein kurzes Zweigchen, das sich auf den Bereich des Musculus popliteus beschränkt. Die kräftige Peronea setzt den Stamm der Poplitea fort und spaltet sich am distalen Ende der Membrana interossea, 6 cm oberhalb des Sprunggelenkes in zwei Äste. Der vordere, die Peronea perforans wird zur Dorsalis pedis und verhält sich im weiteren Verlaufe normal; der hintere Ast wird am Sprunggelenke zur Tibialis postica und verhält sich gleichfalls wie in gewöhnlichen Fällen. Unterhalb der Spaltungsstelle setzt sich der Stamm der Peronea als schwaches Gefäss fort, welches sich an der hinteren Seite des Malleolus externus verzweigt. In solchen Fällen hat sich die ursprüngliche Gefässformation teilweise noch erhalten.

# Erklärung der Abbildungen.

## Buchstabenerklärung.

### Arterien.

*b.* Arteria brachialis.
*m.* „ mediana.
*u.* „ ulnaris.
*r. p.* „ radialis superficialis.
*r. d.* Ramus dorsalis der radialis superficialis bezw. d. Interossea.
*u. d.* Rückenast der Arteria ulnaris.
*i. i.* Arteria interossea interna.
*i. e.* „ „ externa.
*m. r.* Ramus mediano-radialis.
*A. m. r.* Arteria mediano-radialis.
*a. s.* Arcus volaris sublimis.
*a. p.* „ „ profundus.
*a. m.* Arteria metacarpea volaris (Digitalis communis).
*a.* Axiale Arterie.
*s.* Arteria saphena.
*A. p.* „ poplitea.
*t. a.* „ tibialis antica.
*t. p.* „ „ postica.
*p.* „ peronea.
$s^1$. Anastomose zwischen der Saphena und der Tibialis postica.

### Nerven.

*n. m.* Nervus medianus.
*n. u.* „ ulnaris.
*n. t. p.* „ tibialis posticus.

### Muskeln.

*P.* Musculus pronator teres.
*qu.* „ „ quadratus.
*M. p.* „ popliteus.

### Knochen.

*R.* Radius.
*U.* Ulna.
*M.* Metacarpus.
*p. s.* Processus supracondyloideus.

Tafel I/II.

Fig. 1. Macropus giganteus.
Fig. 2. Dasypus novemcinctus.
Fig. 3. Dasselbe Objekt nach Abtragung der Fingerbeuger. *c.* Muskelarterie.
Fig. 4. Kaninchen. A. Anastomose zwischen der Interossea und der Ulnaris.
Fig. 5. Dasselbe Objekt nach Abtragung der Fingerbeuger.
Fig. 6. Myopotamus coypus.
Fig. 7. Hund.
Fig. 8. Hund. Vorderarm nach Abtragung der volaren Muskeln mit Ausnahme des Pronator quadratus. Die Abbildung stellt sich die Aufgabe, den Übergang der Interossea interna in den tiefliegenden Hohlhandbogen darzustellen.
Fig. 9. Katze.
Fig. 10. Katze. Vorderarm, an welchem die rudimentäre Ausbildung der distalen Hälfte der Arteria mediana zu sehen ist.

Tafel III/IV.

Fig. 1. Galictis vittata. Der Pronator teres ist durchtrennt und radialwärts umgeschlagen.
Fig. 2. Schwein.
Fig. 3. Pferd.
Fig. 4. Rind.
Fig. 5. Phoca vitulina.
Fig. 6. Delphinus delphis.
*a.* Arteria axillaris.
*i. i.* „ interossea interna.
*c.* „ ulnaris autorum.
Fig. 7. Igel.
Fig. 8. Pteropus.
*b.* Arteria brachialis.
*m.* „ mediana.
*r. s.* „ radialis superficialis.
*F.* Flughaut.
Fig. 9. Lemur catta. Die Fingerbeuger sind durchschnitten und zurückgeschlagen.
*c. s.* Canalis supracondyloideus. Nur der Nerv passiert den Kanal.

Tafel V/VI.

Fig. 1. Lemur varius.
*u. d.* Rückenast der Arteria ulnaris.
*r. d.* Rückenast der Arteria radialis.
Fig. 2. Hapale Rosalia.
Fig. 3. Rhesus nemestrinus.
*v.* ramus volaris
*d.* „ dorsalis
} arteriae radialis.
Fig. 4. Orang.
*r. p.* arteria radialis profunda.

Fig. 5. Orang. Hand.

*a. p.* Arcus volaris profundus.

*r. v.* Ramus volaris profundus der Arteria ulnaris, die den tiefliegenden Ast des Ulnarnerven begleitet.

Fig. 6. Linker Unterschenkel eines Kaninchens, hintere Seite.

Die Peronea *(p)* anastomosiert am Sprunggelenke mit einem Aste der Tibialis postica *(s)* bez. mit dem distalen Stücke der Arteria saphena.

Fig. 7. Dasselbe Präparat. Vordere Seite.

Fig. 8. Lemur catta. Linker Unterschenkel.

$s^1$. Anastomose der rudimentären Saphena mit der Tibialis postica.

Fig. 9. Querschnitt durch die distale Vorderarmhälfte eines 14,2 mm langen Kaninchenembryo. Vergr. Obj. 4, Ok. 2.

## Tafel VII/VIII.

Fig. 1. Querschnitt durch das distale Vorderarmstück eines 11 mm langen Katzenembryo. Obj. 2, Ok. 2.

Fig. 2. Querschnitt durch das distale Vorderarmstück eines 16 mm langen Katzenembryo. Obj. 4, Ok. 2.

*r. d.* Dorsalast der axialen Arterie.

Fig. 3. Querschnitt durch das distale Vorderarmstück eines 22 mm langen Katzenembryo. Obj. 4, Ok. 2.

Fig. 4. Dasselbe, nur ist hier der Schnitt distalwärts vom vorigen geführt. Die Arteria mediano-radialis *(m. r.)* lagert nicht mehr palmar, sondern dorsal vom Radius.

*a.* axiale Arterie wie bei der Katze.

Fig. 5. Querschnitt durch den Vorderarm eines 8,9 mm langen Embryo vom Schweine. Obj. 4, Ok. 2.

Fig. 6. Querschnitt durch den Carpus eines 11 mm langen Kaninchenembryo. Obj. 4, Ok. 2.

*a.* axiale Arterie.

*a. p.* Volarverzweigung der axialen Arterie.

*a. s.* Oberflächliche Medianusäste.

Fig. 7. Querschnitt durch den Vorderarm eines 8,9 mm langen Kaninchenembryo, distale Hälfte. Vergr. Obj. 4, Ok. 2.

Fig. 8. Vorderarmquerschnitt eines etwas älteren Kaninchenembryo (Distale Hälfte.) Vergr. Obj. 4, Oc. .2

Fig. 9. Querschnitt durch das distale Unterschenkelstück eines 7,7 mm langen Kaninchenembryo. Vergr. Obj. 4, Ok. 2.

Fig. 10. Querschnitt durch das distale Unterschenkelstück eines 16 mm langen Kaninchenembryo. Vergr. Obj. 4, Ok. 2.

Aus dem K. K. Anatomischen Institut zu Wien.

# ÜBER DIE OBLITERATION DES WURMFORTSATZES BEIM MENSCHEN.

von

**Prof. Dr. E. ZUCKERKANDL,**

WIEN.

*Mit 20 Figuren auf Tafel IX/XII u. 3 Textfiguren.*

Angeregt durch Resultate, die ich aus der mikroskopischen Untersuchung des menschlichen Wurmfortsatzes gewonnen, hatte ich ursprünglich beabsichtigt, eine vergleichend-anatomische Schrift über den Processus vermiformis abzufassen. Eine kürzlich von Ribbert[1]) erschienene Arbeit bestimmte mich jedoch, von meinem ersten Plane abzugehen und meine bisherigen Untersuchungs-Ergebnisse jetzt schon mitzuteilen.

Unter den Varietäten des menschlichen Wurmfortsatzes sind die Obliteration seiner Lichtung sowie die verschiedenen Processe, die zu seiner Verödung führen, am interessantesten und am wenigsten studiert. Ich habe aus diesem Grunde gerade diese Verhältnisse aufmerksam verfolgt und 14 Fälle mit verengtem Lumen, sowie 35 teils partiell, teils vollständig obliterierte Wurmfortsätze — wobei dieselben ganz oder bloss streckenweise in einen soliden Strang umgewandelt erschienen — mikroskopisch untersucht.

Unsere Literatur enthält über das Verschlossensein des Processus vermiformis nur wenige Angaben. Die älteste dürfte wohl von A. v. Haller[2]) herrühren, der zwei Fälle von Obliteration des Wurmfortsatzes beobachtet hat. „Ego bis coecam vidi, ut nulla cavea pateret" lautet die betreffende Stelle. J. Cruveilhier[3]), dem diese Bemerkung bekannt war, ist der Meinung, dass es sich in Hallers Fällen um eine Obliterations-

---

[1]) Beiträge zur normalen u. pathol. Anat. d. Wurmfortsatzes. Virch. Arch. Bd. 132. Berlin 1893.

[2]) Elementa physiologiae Tom. 7., Liber 24, Sect. 3.

[3]) Anat. descript. Bruxelles 1837.

form handle, die auf Grundlage von pathologischen Affektionen entstanden sei. In gleicher Weise deuten in neuerer Zeit Bierhoff[1]) und Fitz[2]) die Verödung des Wurmfortsatzes.

S. Th. Sömmering[3]) führt unter den Anomalien des Processus vermiformis das nicht eben seltene Verschlossensein desselben an. Auch C. T. Th. Krause[4]) erwähnt diese Art von Obliteration, jedoch bloss für das freie Ende des Wurmfortsatzes.

Ferner bemerkt Ph. C. Sappey[5]), dass das Lumen des, ein rudimentäres Organ darstellenden Processus vermiformis zuweilen obliteriere. Die betreffende Stelle lautet:

„Organe rudimentaire, il ne parait avoir aucun usage important. Dans quelques cas on l'a trouvé oblitéré, et cette oblitération n'avait entrainé aucune suite facheuse".

Auch liegt eine kleine einschlägige Schrift von A. Wölfler[6]) vor, in welcher der Gegenstand weit ausführlicher, als dies von den schon genannten Autoren geschehen, behandelt wird. Wölfler wurde durch einen Fall von Hydrops des Wurmfortsatzes, dessen Sack keine Spur von Drüsen aufwies, zur Untersuchung angeregt. Er fertigte Serienschnitte von vier anscheinend völlig normalen Wurmfortsätzen erwachsener Individuen an und fand, dass sowohl die Lieberkühnschen Krypten als auch die Solitärfollikel ganz oder zum Teile fehlten, mitunter gerade nur noch angedeutet waren, dass ferner durchwegs oder streckenweise kein Lumen mehr vorhanden war. Statt der Schleimhaut fand sich ein bindegewebiges Centrum mit oder ohne Spalt, statt des submucösen Bindegewebes ein Fettzellennetz. Die Muscularis

1) Deutsches Archiv f. klin. Med. Bd. 27.
2) Ribbert l. c.
3) Vom Baue d. menschl. Körpers. Frankfurt a. M. 1796.
4) Handb. d. menschl. Anat. Bd. 1. Hannover 1841.
5) Traite d'Anat. Tom. 4. Paris 1873.
6) Mitteil. d. chirurg. Casuistik etc. Langenb. Arch. Bd. 21.

war hypertrophiert. Wölfler deutet die erhaltenen Bilder als Rückbildungsprozesse des Wurmfortsatzes.

Ribbert, dem Wölflers Arbeit nicht bekannt war, hat erst kürzlich über die Anatomie des Wurmfortsatzes berichtet und gelangt unter anderem zu folgenden Resultaten:

a) Bei Kindern sind die Follikel des Processus vermiformis zahlreich und so dicht gedrängt, dass sie fast überall aneinanderstossen. Diese Anordnung erhält sich bis etwa in das 20.—30. Lebensjahr. Von da an erleiden sie gewöhnlich eine Verkleinerung. Die Veränderungen der Follikel stellen sich ausnahmsweise schon vor dem 20. Jahre ein und fehlen andererseits in seltenen Fällen auch im höheren Alter.

b) Die Obliteration des Wurmfortsatzes ist sehr häufig. Unter 400 Fällen fand sich 99mal (25 %) ein partieller oder totaler Verschluss; letzteres jedoch bloss in 3 1/2 %. Beim Neugeborenen wurde diese Anomalie niemals angetroffen, dagegen ergiebt sich eine ausgesprochene Zunahme in der Häufigkeit dieses Befundes mit dem höheren Alter. Von Leuten, die über 60 Jahre alt sind, weisen mehr als die Hälfte Obliteration des Wurmfortsatzes auf.

c) Hinsichtlich der Beziehung des Processes zur Länge des Wurmfortsatzes lässt sich soviel sagen, dass im allgemeinen die kürzeren Wurmfortsätze häufiger Obliterationen aufweisen als die längeren.

d) Die makroskopischen und mikroskopischen Verhältnisse anlangend, giebt Ribbert zunächst an, dass man von aussen nicht immer erkennen könne, ob das Lumen des Processus vermiformis offen oder verschlossen sei; doch pflegt im allgemeinen der obliterierte Teil dünner zu sein, als der noch durchgängige. Höhere Grade von Verdünnung berechtigen zur Annahme eines Verschlusses.

e) An Quer- und Längsschnitten durch den obliterierten Abschnitt lassen sich gewöhnlich drei ihn zusammensetzende

Schichten unterscheiden u. zw. central ein bald mehr, bald weniger zellenreiches Gewebe, daran in allmähligem Übergange angeschlossen eine zellenarme bindegewebige Schichte und aussen die Musculatur. Die innerste Lage entspricht der früheren Schleimhaut, die zweite der Submucosa. Erstere zeigt manchesmal in ihrer Mitte noch eine Art engen Lumens von unregelmässiger Form als Andeutung des früheren Canales, jedoch sieht man bei genauerer Betrachtung, dass auch hier noch ein Geflecht feiner Fasern vorhanden ist, zu welchem nur wenige Kerne gehören.

f) Die Muskulatur des obliterierten Teiles zeigt gegenüber dem durchgängigen keinen nennenswerten Unterschied.

g) Der Vorgang der Obliteration beruht darauf, dass unter gleichzeitigem oder vorausgegangenem Verluste der Drüsen eine Verwachsung des Bindegewebes der Mucosa eintritt. Drüsen sind in die obliterierte Stelle niemals einbezogen. Auch die Follikel nehmen an der Obliteration keinen selbständigen Anteil, sie gehen meist ohneweiters in dem verschmelzenden Bindegewebe auf und verschwinden in der Regel darin vollständig. In einzelnen Fällen bleiben Reste derselben auch im obliterierten Teile sichtbar.

h) Die Ursache der Obliteration führt Ribbert gleich Wölfler auf einen Involutionsprozess zurück. Das typische Verhalten des verschlossenen Abschnittes, das Fehlen von Zeichen der Entzündung, insbesondere von Narben, sowie die Häufigkeit des Vorkommens sollen für die Richtigkeit dieser Annahme sprechen.

Endlich citiere ich noch eine Schrift N. Rüdingers[1]), die allerdings nicht die Verödung des Processus vermiformis

[1]) Über die Umbildung der Lieberkühnschen Drüsen durch die Solitärfollikel im Wurmfortsatze des Menschen. Sitzungsb. d. math.-physikal. Klasse d. k. bayer. Akad. d. Wissensch. Bd. 21, 1891.

1
2
4
5
3
6
7

8.
9.
m

10
M
s
m
11.
12.
l
M

behandelt, aber Angaben enthält, deren Substrat wohl auch als Involutionsprozess gedeutet werden kann. Rüdinger gelangt zu dem Resultate, dass an jenen Stellen, wo in der Schleimhaut des Wurmfortsatzes solitäre Follikel auftreten, die Lieberkühnschen Drüsen fehlen, und man da, wo diese in voller Ausbildung vorhanden sind, Follikel vermisst. Die Follikel treten, wenn sie gross geworden sind, mit dem Fundus der Drüsen in Kontakt, drängen diese bei weiterer Zunahme an Grösse auseinander und gelangen an die Schleimhautoberfläche, wo sie die Epithelschichte durchbrechen und sich hierauf entleeren. In dem Verhältnisse, als der solitäre Follikel sich vergrössert, werden die Drüsen in folgender Weise abgeändert: Ihr Lumen schwindet und die Tunica propria ist nicht mehr zu erkennen. Die Cylinderzellen gehen zu Grunde, und an der Stelle, wo Drüsenzellen waren, findet man nur mehr ihre Kerne. Schliesslich schwindet auch diese Begrenzung, so dass die Drüsengänge ganz und gar den Charakter von Follikeln angenommen haben. Die Drüsengänge sollen durch Drüsenneubildung ersetzt werden. Diese Verschiedenheit nach der in einem Falle die Schleimhaut in ihrer grössten Ausdehnung keine Drüsen, sondern fast nur lymphoide Substanz, in einem anderen wieder fast ausschliesslich Drüsen enthält, lässt Rüdinger von dem Ruhezustande, beziehungsweise von der Thätigkeit der Schleimhaut abhängig sein.

Es hat aber schon Ph. Stöhr[1]) bezüglich der Thatsache, dass an einzelnen Wurmfortsätzen Partien mit deutlichen Drüsen vorhanden sind, die an anderen Wurmfortsätzen fehlen, bemerkt, dass sie nicht in der von Rüdinger angegebenen Weise verwertet werden könne, sondern durch die Breite der Variabilität zu erklären sei, die man an zurückgebildeten Organen beobachte, und ich bin ganz seiner Meinung. Der Wurmfortsatz des Menschen ist im Übrigen für Untersuchungen über das vermeintliche

[1]) Verhandl. d. Anat. Gesellsch. in München 1891.

Wechselverhältnis der Drüsen und der lymphoiden Substanz nicht das geeignete Objekt. Wenn jene Wechselbeziehung in der von Rüdinger gedachten Weise acceptiert werden sollte, so müsste sie erst an anderen, nicht der Rückbildung verfallenen Partien des Darmes nachgewiesen werden.

Übergehend zu den Resultaten meiner eigenen Untersuchung, will ich zunächst einige Bemerkungen über die Länge und Form des Wurmfortsatzes anführen.

Länge des Processus vermiformis. Ich habe 161 Wurmfortsätze gemessen, und es stimmen, was die Variabilität der Länge anbetrifft, meine Ergebnisse mit denen anderer Autoren überein.

| Länge des Wurmfortsatzes. | Zahl der Fälle. |
|---|---|
| zwischen 17 und 20 mm | 2 |
| „ 30 „ 40 „ | 8 |
| „ 41 „ 50 „ | 6 |
| „ 51 „ 60 „ | 28 |
| „ 61 „ 70 „ | 26 |
| „ 71 „ 80 „ | 29 |
| „ 81 „ 90 „ | 23 |
| „ 91 „ 100 „ | 15 |
| „ 101 „ 110 „ | 4 |
| „ 111 „ 120 „ | 5 |
| „ 121 „ 130 „ | 2 |
| „ 131 „ 140 „ | 1 |
| „ 141 „ 150 „ | 1 |
| 160 „ | 1 |

Wie die voranstehende Tabelle zeigt, schwankt die Länge des genannten Organes zwischen 17 und 160 mm. Die meisten fallen in die Gruppen zwischen 50 und 100 mm. Ein Fall wie der von H. v. Luschka[1]) beobachtete, in welchem der Processus

[1]) Anat. d. Menschen. Bd. 2, 1. Abteil. Tübingen 1863.

vermiformis das kolossale Mass von 230 mm erreichte, ist in meiner Reihe nicht enthalten.

Das Fehlen des Fortsatzes, über welches A. v. Haller[1]) und Fr. Arnold[2]) berichten, habe ich früher einmal beobachtet, und zwar verhielt sich die abnorme Stelle in der von dem Ersteren angegebenen Weise. „Defuisse visa est in homine appendicula, ut tuberculum minimum superesset" schreibt Haller.

Form des obliterierten Processus vermiformis.

Die Form und Consistenz des Wurmfortsatzes wird am meisten durch die Obliteration der Lichtung und durch die diesen Process vorbereitenden Momente alteriert. In dieser Beziehung hat die Durchsicht meiner Präparate nachstehende Formen ergeben:

a) Der Wurmfortsatz ist lang, sein Lumen eng, seine Wand dick.

b) Der Wurmfortsatz ist kurz, breit und dick, seine Lichtung eng, seine Wand durch besondere Stärke ausgezeichnet.

c) Der Wurmfortsatz ist kurz, in der proximalen Hälfte normal, in der distalen verdickt und mit einem engen Lumen versehen.

d) Der Wurmfortsatz ist lang, die proximale Hälfte dünn, die distale dick, das Lumen verengt.

e) Der Wurmfortsatz ist mittellang und sehr dünn, die Lichtung zu einem äusserst engen Canal verengt.

f) Der Wurmfortsatz ist lang und bandartig zusammengedrückt, seine Lichtung sehr verengt.

g) Der Wurmfortsatz ist kurz, sein Lumen in der distalen Hälfte weniger eng als in der proximalen.

h) Der Wurmfortsatz ist lang, sehr dickwandig, das Lumen

[1]) l. c.

[2]) Handb. d. Anat. d. Menschen. Bd. II.

in der proximalen Hälfte äusserst verengt, in der distalen vollends obliteriert.

i) Der Wurmfortsatz ist kurz, abnorm dick, sein Lumen obliteriert. (Taf. IX/X Fig. 1.)

k) Der Wurmfortsatz ist kurz und keulenförmig verdickt, die Lichtung obliteriert (Taf. IX/X Fig. 2).

l) Der Wurmfortsatz ist kurz, bandartig zusammengedrückt, sein Lumen obliteriert.

m) Der Wurmfortsatz ist kurz, schnurartig verdünnt und atrophisch, seine Lichtung obliteriert.

n) Der Wurmfortsatz ist sehr kurz, atrophisch, im proximalen Drittel bandartig comprimiert, in der Mitte einem dicken Faden gleichend, am distalen Ende knopfförmig, sein Lumen obliteriert (Taf. IX/X Fig. 4).

Häufigkeit der Obliteration. Unter 232 Fällen war der Processus vermiformis 55 mal obliteriert, d. i. 23,7 %, hiervon waren der ganzen oder fast der ganzen Länge nach obliteriert 32, d. i. 13,8 %, bloss in der distalen oder proximalen Hälfte, in dem unteren Drittel, dem untersten Viertel oder in der Mitte obliteriert 9,9 %. Zumeist handelte es sich in der letzteren Reihe um die Obliteration der distalen Hälfte; am seltensten ist die Verödung des proximalen Teiles für sich allein.

| Länge des Wurmfortsatzes. | Anzahl der obliterierten Fälle. |
|---|---|
| 10 bis 20 mm | 1 |
| 30 „ 40 „ | 4 |
| 41 „ 50 „ | 2 |
| 51 „ 60 „ | 10 |
| 61 „ 70 „ | 6 |
| 71 „ 80 „ | 2 |
| 81 „ 90 „ | 1 |

Nach der aufgestellten Tabelle neigen die kürzeren Formen mehr zur Obliteration als die längeren, was mit Ribberts An-

gaben übereinstimmt. Ferner beobachtet man, dass die obliterierten Wurmfortsätze bald dünn, weich und atrophisch sind, sich aber fast ebenso häufig von dicker, runder Form und von harter Consistenz erweisen.

### Querschnittsbild des Processus vermiformis bei Verengerung seines Lumens.

Am Wurmfortsatze des Neugeborenen steht die Dicke der Wand zur Weite der Lichtung in einer entsprechenden Proportion. Auch beim Erwachsenen gewahrt man dies häufig genug; es fällt aber innerhalb einer grösseren Reihe von Präparaten nicht schwer, zwischen dem als typisch betrachteten Normalfalle und dem Extreme, in welchem der Wurmfortsatz bei sonst normalem Aussehen eine auffallend dicke Wand und ein äusserst enges Lumen besitzt, eine Anzahl von Übergangsformen aufzufinden. Um Irrtümern sowie einseitiger Auffassung vorzubeugen, ist es daher ratsam, den Beschreibungen eine grosse Statistik zu Grunde zu legen. Wie leicht vereinzelte Beobachtungen zu falschen Auffassungen führen, kann man aus der Angabe Sappeys ersehen, nach welcher, im Gegensatze zu jener anderer Autoren, die viele Follikel gefunden haben wollen, der Wurmfortsatz keine Follikel besitzen soll. Berücksichtigt man aber, dass nach Sappeys Beschreibung die Wand des Processus vermiformis im Vergleiche zu dem Caliber sehr dick sein soll, so wird auch jene Behauptung begreiflich, denn es lässt sich aus beiden Aufstellungen entnehmen, dass dem genannten Autor zufälligerweise keine normalen Fälle vorgelegen sind.

Am Querschnitte eines dickwandigen Wurmfortsatzes kann man makroskopisch folgende Anteile unterscheiden[1]): Aussen die Muscularis von der charakteristischen gelbbraunen Färbung glatter Muskelhäute, im Centrum den mehr oder minder ver-

[1]) Siehe auch die erste Zeichnung auf pag. 112.

engten Canal, und zwischen beiden eine weissliche oder weisslichgelbe Schichte, die am frischen Objekte häufig über die Schnittfläche vorquillt.

Eine homogene Beschaffenheit zeigt der Querschnitt nur in jenen Fällen, wo der Wurmfortsatz obliteriert und infolge von Atrophie verdünnt ist.

Das mikroskopische Bild des dickwandigen Processus vermiformis mit verengter Lichtung gestaltet sich in nachstehender Weise: In jenen Fällen, wo die Wand nur unbedeutend verdickt und die Verengerung des Lumens nicht hochgradig ist, zeigt sich die Schleimhaut verschmälert, wie dies am deutlichsten aus der Kürze der Drüsen, die immerhin noch in grosser Anzahl vorhanden sein können, hervorgeht. Die Submucosa ist breiter als die Schleimhaut und die Muscularis zusammengenommen, und stellenweise treten in derselben schon kleine Fetträubchen auf. Die Verengerung des Lumens wird zumeist durch eine konzentrische Hypertrophie der Submucosa gesetzt.

An jenen Präparaten, wo sich die Lichtung bereits zu einem engen Canale verengt hat, findet man gar nicht selten die Muscularis, stellenweise auch die Muscularis mucosae verbreitert, das submucöse Bindegewebe typisch in höchst auffallender Weise verdickt und oft von Fett in grossen Massen durchsetzt, während die Schleimhaut ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten kann (Taf. IX/X, Fig. 10 und Taf. XI/XII, Fig. 13, *m*). Als Typus darf angenommen werden, dass sie sich verschmälert (Taf. IX/X, Fig. 10 *m*), ihre Drüsen kürzer, oft auch spärlicher, ihre Follikel flacher werden. Wo Follikel auftreten, da schwinden die Drüsen zuerst, und da jene häufig eine bedeutende Länge acquirieren, die adenoide Infiltration überhaupt grosse Dimensionen annimmt, so können grosse Strecken des Querschnittsbildes ganz drüsenfrei sein (Taf. IX/X, Fig. 10, 11, Taf. XI, Fig. 13 *m*). Nicht selten aber ist die Schleimhaut eher verdickt als verschmälert

wie dies aus den Figuren 9 und 13 der Tafeln zu ersehen ist, an welchen, nebenbei bemerkt, die Fettmassen der Submucosa sich bereits bis in die Schleimhaut fortsetzen. Die Muscularis verhält sich normal oder ist hypertrophiert.

Ausnahmsweise zeigt sich eine abnorme Structur schon in Fällen, wo sowohl die Stärke der Wand als auch die Weite der Lichtung ein normales Aussehen zur Schau tragen. Die Schleimhaut ist an solchen Präparaten wesentlich verschmälert, adenoid infiltriert, die Follikel flach, während die Drüsen fehlen.

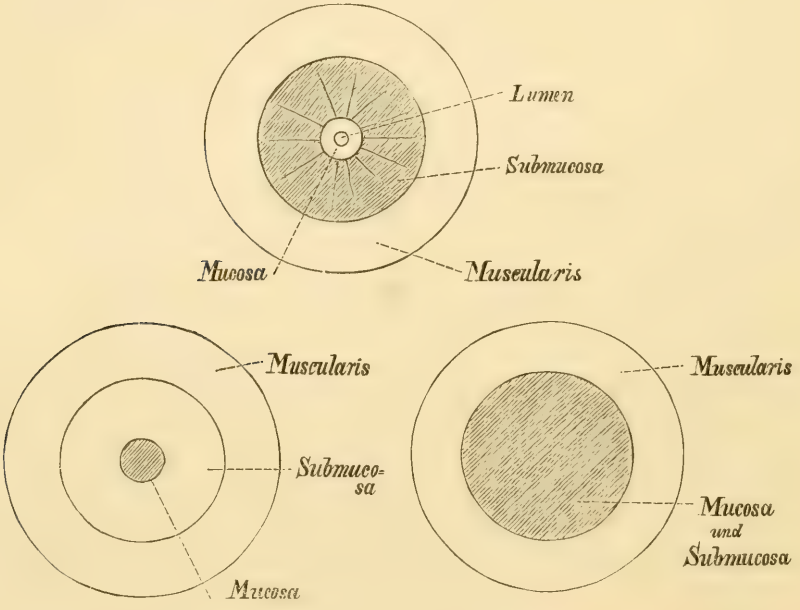
Oberflächen- und Drüsenepithel. Über die Art und Weise, wie sich das Epithel an den Veränderungen der Schleimhaut beteiligt, kann ich gleich Ribbert aus dem Grunde nicht erschöpfend berichten, weil die Objekte nicht früh genug conserviert werden konnten. Ich verfüge nur über eine Beobachtung mit negativem Resultate, die indes nicht uninteressant ist, da sie zeigt, dass bei völlig normalem Verhalten der Epithelien bereits Veränderungen in der Submucosa — Verdickung gepaart mit Fetteinlagerung — vorhanden sein können (Taf. IX/X, Fig. 8). Es betrifft dies den Wurmfortsatz eines Justifizierten, der eine Stunde nach der Hinrichtung obduziert wurde.

### Querschnittsbild des Wurmfortsatzes mit obliterierter Lichtung.

Der obliterierte Processus vermiformis ist entweder dick, hart und rundlich geformt, oder dünn, weich und band- oder schnurartig.

Am Querschnitte findet man makroskopisch in der überwiegenden Anzahl der Fälle eine dunkler gefärbte äussere, der Muscularis entsprechende Schichte und eine scheinbar homogene, lichtgefärbte, weissliche, bald fest, bald locker gefügte centrale Masse als Ausdruck der Schleimhaut und des submucösen Bindegewebes. Ausnahmsweise kann aber schon an einem

sonst in den Details ziemlich normal geformten Wurmfortsatze die Obliteration auftreten (Taf. IX/X, Fig. 12 *m*). Die mikroskopische Untersuchung des verdickten obliterierten Processus vermiformis macht uns mit einer Menge von Bildern bekannt, hinsichtlich welcher zu entscheiden sein wird, ob sie Typen einer fortlaufenden Reihe, verschiedene Entwickelungsstadien eines und desselben Prozesses oder besondere, von




einander ganz unabhängige Formen repräsentieren. Der Übersicht halber empfiehlt es sich, die einzelnen Schichten des obliterierten Wurmfortsatzes und seine rudimentäre Lichtung gesondert zu beschreiben.

Lichtung. Das Lumen fehlt spurlos (Taf. IX/X, Fig. 12, Taf. XI u. XII, Fig. 16, 17 und 20), oder es ist central ein mikroskopisch wahrnehmbarer Spalt erhalten geblieben (Taf. XI/XII, Fig. 18 und 19); ersteres fand ich unter 25 Fällen 16 mal. An

den Objekten mit Spuren der ehemaligen Lichtung werden diese zumeist dadurch vorgetäuscht, dass, wie dies auch Ribbert gefunden hat, der centrale Anteil eine weniger dichte und mit grösseren Bindegewebsspalten versehene Stelle enthält; in einzelnen Fällen aber handelte es sich in der That um mikroskopisch kleine Reste der Lichtung.

Die Schleimhaut im Bereiche der obliterierten Stelle repräsentierte sich in folgenden Formen:

a) Sie ist verschmälert, diffus adenoid infiltriert und mit zahlreichen Drüsen versehen, die oft allerdings nur mehr in Rudimenten erhalten sind (Taf. X/XI, Fig. 15 *m*.)

b) Dasselbe, aber die Drüsen fehlen vollständig, der zurückgebliebene Bindegewebsfilz ist adenoid infiltriert und kann sogar noch Follikel enthalten. Vom ehemaligen Lumen sind noch Reste in Form von ziemlich breiten Spalten und Lücken erhalten (Taf. IX/X, Fig. 11 und Taf. XI/XII, Fig. 14 *m*.)

c) Die Schleimhaut ist äusserst reduziert; es findet sich nämlich central bloss ein kleiner, drüsenloser, dabei adenoider, zuweilen sogar noch mit Rudimenten von Follikeln versehener Bindegewebskern, von dem radienartig dicke Bindegewebsbündel zur Submucosa hinüberziehen (Taf. XI/XII, Fig. 16 *m*).

d) Dasselbe. Der centrale Bindegewebskern ist aber nicht mehr diffus adenoid infiltriert, sondern enthält nur mehr einige Rudimente von Follikeln.

e) Der Schleimhautrest hat sich zu einem rein bindegewebigen, mehr oder minder kernreichen Gerüste zurückgebildet, das sich nirgends gegen die Submucosa differenziert (Taf. XI/XII, Fig. 17—20 *m*).

f) Dasselbe, nur enthält der geschrumpfte centrale Kern Fettgewebe.

Übergangsstelle des offenen Theiles in den obliterierten. Die mit einem Lumen versehene Partie des Wurmfortsatzes kann bis an die Übergangsstelle herab entweder ein

annähernd normales Aussehen besitzen, indem sie reichlich mit Drüsen und Follikeln versehen ist, oder sie zeigt sich wesentlich verschmälert, die Drüsen sowie die Follikel sind nur in geringer Anzahl vorhanden oder fehlen gänzlich. In einem Falle, wo der proximale Teil des Wurmfortsatzes dick, gerundet und noch canalisiert, der distale dünn, plattgedrückt und obliteriert war, zeigte sich nachstehendes Bild: Proximal war die Mucosa dick, adenoid und drüsenfrei, hierauf folgte in der Richtung gegen das freie Ende des Wurmfortsatzes eine Stelle, wo die Schleimhaut dieselben Qualitäten besass, dabei aber eine Verschmälerung aufwies. Ein Lumen fehlte an dieser Stelle, da die gegenüberliegenden Schleimhautflächen untereinander verwachsen waren. Im distalen Anteile des Processus vermiformis fand sich central statt der Schleimhaut ein geschrumpfter Bindegewebskern. Dieser Fall lehrt, dass die canalisierte Hälfte eines sonst obliterierten Wurmfortsatzes ihrer ganzen Länge nach frei von Drüsen sein kann.

Vorgang der Obliteration. Zumeist gestaltet sich diese in der Weise, dass die Schleimhaut zunächst ihre Drüsen verliert und hierauf erst in ihren einander gegenüberliegenden Flächen zur Verwachsung kommt. Jene Fälle, wo, wie in dem auf Taf. IX/X, Fig. 12 *m* abgebildeten Beispiele, die Verwachsung zu einer Zeit auftritt, in der die Schleimhaut noch Drüsen enthält, zählen zu den Ausnahmen.

Nachdem die Verwachsung eingetreten ist, schwindet auch das adenoide Gewebe. Das Mattenwerk der Mucosa tritt infolge dessen deutlicher hervor und bildet nun eine dichte, rein bindegewebige Masse, in der sich später überdies noch Schrumpfungsphänomene geltend machen. Ich fasse demnach die verschiedenen Bilder nicht als ebensoviele Formen der Obliteration, sondern als jüngere und ältere Stadien eines und desselben Prozesses auf.

Die Submucosa. Das submucöse Bindegewebe beteiligt

sich in ganz hervorragendem Masse an der Obliteration. In erster Reihe fällt die Verdickung derselben auf, die in ausgesprochenen Fällen die Breite der Schleimhaut, summiert mit jener der Muscularis, weit übertrifft (Taf. IX/X, Fig. 10 und Taf. XI/XII, Fig. 15—18). Diese Veränderung repräsentiert eine der ersten Erscheinungen der Metamorphose, da sie sich, wie wir gesehen haben, schon bei den einleitenden Momenten der Obliteration an dem enge canalisierten Processus vermiformis einstellt und ausnahmslos bei den verdickten und obliterierten Wurmfortsätzen angetroffen wird. So zeigt der Processus vermiformis des Hingerichteten neben einer fast normalen, zahlreiche, schön entwickelte Drüsen und Follikel führenden Schleimhaut eine stark verdickte und ziemlich fettreiche Submucosa. Die Fetteinlagerung spielt überhaupt bei den Veränderungen der Submucosa eine grosse Rolle, wie dies allein schon aus dem Umstande hervorgeht, dass sie so ausserordentlich häufig zur Beobachtung gelangt. Unter 37 Fällen war die Submucosa

17 mal fetthaltig,

2 mal stellenweise fetthaltig, stellenweise fettlos und

18 mal fettlos, darunter 9 Fälle mit Schrumpfung des Processus vermiformis.

Im einzelnen habe ich nachstehendes Verhalten der Submucosa beobachtet:

a) Das submucöse Gewebe ist enorm verdickt, mit zahlreichen grösseren Gefässen versehen und in solchem Masse fetthaltig, dass ihr Durchschnitt fast dem eines Fettläppchens gleicht (Taf. XI/XII, Fig. 16 und 17). Die Fettmassen werden von radienartig angeordneten Bindegewebszügen durchsetzt, welche von dem centralen Bindegewebskern (Rudiment der Schleimhaut und der oberflächlichen Schichten der Submucosa) gegen die Peripherie hin verlaufen.

b) Das submucöse Bindegewebe ist verdickt, sehr dicht ge-

fügt, fast oder ganz fettlos und häufig mit stärkeren Gefässen versehen (Taf. XI/XII, Fig. 18—20).

c) An den schnurartig verdünnten Wurmfortsätzen findet man das Gerüste der Submucosa ausserordentlich verdichtet, wie geschrumpft aussehend, in der Regel ganz fettlos, höchstens stellenweise einzelne Fettkugeln führend.

Wir sehen demnach, dass die Verdickung sowie die Obliteration des Wurmfortsatzes in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle durch eine Verbreiterung der Submucosa eingeleitet wird, wobei die Anhäufung von Fettläppchen eine wichtige Rolle spielt. Diese Verbreiterung ist eine der ersten Erscheinungen des abnormen Prozesses und kann selbst schon zu einer Zeit auftreten, wo sich die Schleimhaut noch ganz normal verhält.

Ich glaube aus einer vergleichenden Beobachtung meiner gesammten Präparatenreihe entnehmen zu dürfen, dass die Verdickung der Submucosa mit Fetteinlagerung dem Anfangsstadium angehöre; später schwindet das Fett, die Submucosa verdichtet sich, wird schmäler, und der Querschnitt bietet ein homogenes Aussehen dar. In einem noch weiter vorgerückten Stadium schrumpft das Bindegewebe, und der Processus vermiformis gewinnt ein schlankes, band- beziehungsweise schnurartiges Aussehen. Ob die Schrumpfung der Schleimhaut auf die Verdickung der Submucosa irgend welchen Einfluss nimmt, vermag ich nicht zu entscheiden.

Fettleibigkeit scheint zu der Fettablagerung in der Submucosa des Wurmfortsatzes in keinem causalen Zusammenhange zu stehen, da mir Fälle untergekommen sind, in welchen die eine Hälfte fetthaltig, die andere fettlos war.

Muscularis. Die Muskelhaut verhält sich am dickwandigen Processus vermiformis, gleichgiltig ob dieser eine Lichtung besitzt oder nicht, entweder normal oder insoferne abnorm, als sie verdickt erscheint. In keinem einzigen Falle konnte die Verdickung des Wurmfortsatzes ausschliesslich auf die Verbreiterung

der Muscularis zurückgeführt werden. An einem sehr dünnen atrophischen Wurmfortsatze habe ich eine bindegewebige Degeneration der cirkulären Muskulatur beobachtet.

Interessant ist ein anderer Fall (Nr. 25 des Anhanges), in welchem subseröse Fettlappen von zwei Seiten her die Musculatur des Wurmfortsatzes durchbrochen haben und mit der centralen Bindegewebsmasse in Verbindung getreten sind.

Resumé. Überblicken wir auf Grundlage der vorhergegangenen Auseinandersetzungen die Veränderungen, die sich bei der Obliteration des Wurmfortsatzes abspielen, so ergiebt sich Folgendes: Die Schleimhaut atrophiert, wirft die Drüsen ab und verwächst. Gleichzeitig oder schon vorher verdickt sich die Submucosa und häuft Fett an. Die Muscularis verhält sich indifferent oder erfährt gleichfalls eine Verbreiterung. Nachdem die Obliteration eingetreten ist, verliert sich das adenoide Gewebe, und der zurückgebliebene Bindegewebsfilz der Schleimhaut schrumpft endlich sammt der Submucosa, welche schon vorher die eingelagerten Fettläppchen eingebüsst hat.

Hiemit hat der völlig nutzlose, und — wie die Pathologie lehrt — in vielen Fällen sogar verhängnisvolle Wurmfortsatz die günstigste Form, die er anzunehmen fähig ist, erreicht, und es wäre erwünscht, wenn sich die Obliteration des Processus vermiformis bei allen Menschen, und das schon recht frühzeitig, einstellte.

Meine Resultate stimmen im allgemeinen mit jenen Wölflers und Ribberts überein; doch war ich auch imstande, über die der Obliteration vorhergehende Verengerung, über das Verhalten der Submucosa sowie über die Verlaufsweise des Prozesses teils ausführlichere, teils neue Daten zu erbringen.

Die geschilderten Veränderungen des Processus vermiformis repräsentieren, wie die genannten Autoren angeben, nicht die Folgezustände entzündlicher Erkrankungen, sondern Involutions-

vorgänge an einem funktionslos gewordenen Organe. Ich bin der gleichen Ansicht und führe als Beweismittel an:

a) den typischen Verlauf,

b) die Veränderungen der Submucosa bei normalem Verhalten der Schleimhaut,

c) die Atrophie der Schleimhaut sowie die beginnende Verdickung und Fettbildung in der Submucosa beim Fehlen eines pathologischen Prozesses,

d) die Verwachsung der Schleimhaut bei normal gebildeten Wandungen.

Die Angabe J. Henles[1]), nach welcher der Processus vermiformis des Menschen die Bestimmung haben soll, ein Sekret seiner drüsigen Wandungen in den Darm zu befördern, kann angesichts der zahlreichen Fälle mit Verödung nicht aufrecht erhalten werden. Ihr steht die allenfalls richtigere Version gegenüber, dass es in der menschlichen Ökonomie auf die Secretion des Wurmfortsatzes überhaupt nicht mehr ankomme.

Anhang. Ich habe mit Einschluss der normalen Fälle gegen 80 Wurmfortsätze mikroskopisch untersucht, von welchen ich die abnorm gebildeten kurz anführe.

Processus vermiformis, dem makroskopischen Aussehen nach normal geformt.

1. Wand dünn, Lumen weit, Schleimhaut schmal, diffus adenoid infiltriert. Drüsen nur in geringer Anzahl vorhanden.

2. Dasselbe. Die Drüsen fehlen stellenweise, die Submucosa enthält hier und dort Fettläppchen.

3. Dasselbe. Die Schleimhaut ist auch noch sehr arm an Follikeln.

4. Neugeborener. Schleimhaut dick, diffus adenoid infiltriert, stellenweise fehlen die Follikel, stellenweise die Drüsen.

[1]) Handb. d. system. Anat. d. Menschen. Bd. II. Braunschweig 1866.

5. Schleimhaut sehr schmal, Drüsen verkürzt. Submucosa fetthaltig.

6. Schleimhaut sehr schmal. Follikel sehr lang und flach.

7. Submucosa verdickt.

8—9. Grosser Ausfall von Drüsen an den Stellen, wo sich Follikel befinden.

Wand verdickt, Lumen verengt.

10. Wurmfortsatz eines Justifizierten. Schleimhaut normal, Submucosa stark verdickt und fetthaltig. Muscularis verdickt (Taf. IX/X, Fig. 8).

11. Schleimhaut schmal, drüsenreich und follikelhaltig. Die Submucosa, in der bereits Fettläppchen aufzutreten beginnen, verdickt. Muscularis verdickt.

12. Wand wenig verdickt, Lumen weit, Schleimhaut sehr schmal, drüsenarm. Submucosa stark verdickt und viel Fettgewebe enthaltend. Muscularis normal.

13—15. Schleimhaut schmal und drüsenarm. An jenen Stellen, wo sich die in diesem Falle durch besondere Länge ausgezeichneten Follikel finden, fehlen die Drüsen ganz und gar.

16. Ähnlicher Fall, aber die Schleimhaut ist reich an Drüsen.

17—19. Dasselbe, aber die Drüsenschläuche sind sehr kurz.

20—22. Dasselbe bei sehr enger Lichtung.

23. Wand wenig verdickt. Mucosa sehr schmal, Drüsen in geringer Anzahl und kurz. Follikel gross. Submucosa verbreitert und stellenweise fetthaltig.

24. Wurmfortsatz bandartig plattgedrückt, Lumen eng, Schleimhaut drüsenhaltig, Submucosa verdickt, fettlos. Muscularis normal.

Wurmfortsatz partiell oder complet obliteriert.

25. Wurmfortsatz dickwandig, keulenförmig. Im proximalen Drittel Lumen eng, Schleimhaut drüsen- und follikelhaltig. Submucosa stark verdickt, locker gefügt, fetthaltig und viele Gefässe führend (Taf. XI/XII, Fig. 15). Im mittleren Drittel, wo der

Processus bereits obliteriert ist, verhalten sich Submucosa und Muscularis ähnlich wie proximal; an Stelle der Schleimhaut findet sich ein dicht adenoider, stellenweise noch Reste von Follikeln führender, drüsenloser Bindegewebskern, von dem breite Bindegewebszüge peripheriewärts ausstrahlen; zwischen letzteren ist reichlich Fettgewebe eingeschaltet (Taf. XI/XII, Fig. 16). Am distalen Ende ist der Wurmfortsatz auffallend verdickt, an Stelle der Schleimhaut und der Submucosa tritt nur mehr fetthaltiges Bindegewebe auf.

Das subseröse Fett durchbricht an zwei Stellen die verdickte Muscularis und geht in den centralen Bindegewebskern über.

26. Wurmfortsatz kurz und dick. Im proximalen Stücke noch fein canalisiert, sonst durchaus solid. Proximal die Schleimhaut breit, adenoid infiltriert und fast drüsenlos. Submucosa verdickt, dicht gefügt und fettlos. Muscularis hypertrophisch. Distal Schleimhaut geschrumpft, stellenweise noch adenoid.

27. Wurmfortsatz keulenförmig. Im proximalen Drittel, wo noch ein enges Lumen vorhanden ist, ist die Schleimhaut schmal und drüsenhaltig, die Submucosa verdickt. Im mittleren Drittel ist der Processus vermiformis dünn und obliteriert; die Mucosa und die Submucosa bilden eine homogene bindegewebige Masse mit vielen Gefässen. Distales Drittel stark verdickt, dem Baue nach dem mittleren Anteile gleichend (Taf. XI/XII, Fig. 20).

28. Wurmfortsatz mittellang, dick. Proximale Hälfte mit einem Lumen versehen, Schleimhaut daselbst adenoid und drüsenhaltig. Distale Hälfte obliteriert, Schleimhaut adenoid. Submucosa verdickt, fettlos. Muscularis normal.

29. Wurmfortsatz mittellang, sein distales Drittel obliteriert. Im canalisierten Anteile ist die Schleimhaut schmal, adenoid infiltriert und drüsenlos, in der obliterierten Partie bilden Schleimhaut und Submucosa einen Bindegewebskern, dessen centraler Anteil wenige Leukocyten enthält.

15.
14.
20.
17.
18.
19.
16.
15.

30. Wurmfortsatz kurz, sehr dick und hart. Im proximalen und im mittleren Drittel ist die Lichtung äusserst eng, die Schleimhaut verschmälert, drüsen- und follikelarm, die Submucosa verbreitert und fetthaltig (Taf. IX/X, Fig. 10). Im distalen Drittel ist die Lichtung nicht mehr vorhanden. Die Schleimhaut wird durch einen nur mehr schwach adenoiden Bindegewebskern repräsentiert, von dem eine Menge von Bindegewebsbalken radiär ausstrahlen; zwischen den Balken ist reichlich Fett abgelagert.

In diesem Falle ist die Verdickung des Processus vermiformis sowie die Verengerung seines Lumens lediglich auf die enorme Verdickung der Submucosa zu beziehen, zumal die Mucosa verschmälert und die Muscularis normal ist.

31. Ähnlicher Fall, nur finden sich in der Submucosa grosse Gefässdurchschnitte.

32. Ähnlicher Fall, aber die Schleimhaut enthält im canalisierten Teile noch zahlreiche Drüsen.

33. Wurmfortsatz kurz, breit, dickwandig und hart. Im proximalen Teile ist ein Stück der Lichtung noch erhalten; der grössere Anteil dagegen führt kein Lumen mehr. Im canalisierten Anteile ist die Muscularis verdickt, die Submucosa verbreitert und fetthaltig, die Mucosa breit und drüsenreich.

34. Proximales und mittleres Stück des Wurmfortsatzes dick, distales Stück schnurartig geformt. Im proximalen, canalisierten Anteile ist die Schleimhaut verbreitert, adenoid infiltriert, mit Follikeln versehen und drüsenfrei, die Submucosa verdickt und fetthaltig, die Muscularis normal. In der Mitte sind die drüsenlosen, aber stark adenoid infiltrierten Schleimhautflächen untereinander verwachsen; Lumen in Resten erhalten. Muscularis normal (Taf. IX/X, Fig. 9, Taf. XI/XII, Fig. 13, 14). Im distalen, atrophischen Stücke findet sich an Stelle der Schleimhaut und der Submucosa eine dichtgefügte Bindegewebsmasse.

35. Wurmfortsatz dünnwandig, wie plattgedrückt, Schleimhaut drüsenarm, adenoid. In der distalen Hälfte sind die einander gegenüberliegenden Schleimhautflächen bald auf grösseren bald auf kleineren Strecken verwachsen (Taf. IX/X, Fig. 11).

Wurmfortsätze, die ihrer ganzen Länge nach obliteriert sind.

36. Wurmfortsatz kurz, sehr dick. Schleimhaut einen adenoiden Bindegewebskern bildend. Submucosa breit und fetthaltig; das Fettgewebe setzt sich auch schon in den centralen Bindegewebskern fort.

37. Wurmfortsatz kurz, sehr dick, Submucosa verbreitert, fetthaltig und grosse Gefässe führend. Schleimhaut einen adenoiden Bindegewebskern bildend, in dem die Fettablagerung beginnt (Taf. XI/XII, Fig. 18).

38. Wurmfortsatz mittellang, dick und hart. Muscularis normal. Submucosa verdickt, fettlos. Mucosa adenoid und drüsenhaltig. Vom Lumen sind noch Spuren erhalten (Taf. X, Fig. 12).

39 und 40. Wurmfortsatz kurz und dünn. Muscularis normal. Submucosa stark verdickt und fetthaltig. Die Schleimhaut sowie ein Teil der Submucosa sind zu einem reinen Bindegewebskern zusammengeschrumpft, von dem Bindegewebszüge peripheriewärts ausstrahlen. Zwischen den letzteren ist viel Fett angesammelt (Taf. XI/XII, Fig. 17).

41—44. Dasselbe, aber stellenweise sind noch Spuren des Lumens vorhanden. In einem dieser Fälle ist das proximale Stück dick, das distale schnurförmig, atrophisch.

45 und 46. Wurmfortsatz schnurartig, Submucosa und Mucosa zu einem Bindegewebsfilz atrophiert. Vom Lumen sind noch Spuren erhalten. Umgebung dieser Spuren adenoid.

47. Dasselbe, mit grossen Gefässen in der Submucosa.

48—52. Wurmfortsatz schnurförmig, atrophisch. Mucosa

und Submucosa einen dichten bindegewebigen Strang bildend (Taf. XI/XII, Fig. 19).

53. Dasselbe, stellenweise ist aber Fett in der Submucosa enthalten.

54. Wurmfortsatz bandartig comprimiert, Submucosa fettreich.

55. Dasselbe, mit Follikelresten im Centrum.

56—58. Wurmfortsatz bandartig plattgedrückt, Mucosa und Submucosa eine homogene Bindegewebsschichte bildend.

59. Wurmfortsatz proximal dick und hart, distal schnurförmig und atrophisch. Proximal findet man einen centralen Bindegewebskern mit peripheren, radiär angeordneten Strahlen, zwischen welchen viel Fett angehäuft ist, distal ist centralwärts von der Musculatur eine homogene Bindegewebsschichte vorhanden.

60. Cystenbildung des Processus vermiformis. Länge desselben 122 mm. Proximal ein 60 mm langes Stück dünn atrophisch, Lumen vorhanden, aber eng, hierauf folgt eine 10 mm lange obliterierte Stelle, indes das distale Ende in eine 58 mm lange, 48 mm breite Cyste umgewandelt erscheint, die eine lichtgelbe, gallertige Masse enthält.

# Erklärung der Abbildungen.

## Buchstabenerklärung.

*m.* Schleimhaut.
*s.* Submucosa.
*m.* Muscularis.

Tafel IX/X.

Fig. 1. Kurzer, dicker, vollständig obliterierter Processus vermiformis.

Fig. 2. Wurmfortsatz, kurz, keulenförmig, vollständig obliteriert.

Fig. 3. Ähnlicher Fall, nur ist der Wurmfortsatz länger.

Fig. 4. Äusserst atrophischer Wurmfortsatz 38 mm lang, ganz obliteriert.

Fig. 5. Proximale Hälfte des Wurmfortsatzes gut ausgebildet und canalisiert, distale Hälfte dünn atrophisch und obliteriert.

Fig. 6. Wurmfortsatz kurz, dick, in der proximalen Hälfte mit einem engen Lumen versehen, in der distalen Hälfte obliteriert.

Fig. 7. Wurmfortsatz lang, dünn, atrophisch, proximal eine Strecke weit noch offen.

Fig. 8. Wurmfortsatz eines Justifizierten mit stark verdickter, fetthaltiger Submucosa. Follikel sehr gut ausgebildet. Querschnitt. Vergr. H. Obj. 4, Ok. 2, Nr. 10 des Anhanges.

Fig. 9. Querschnittstück eines Processus vermiformis. Vergr. H. Obj. 8, Ok. 2, Nr. 34 des Anhanges. Proximales Stück. Schleimhaut verbreitert, adenoid. Submucosa verdickt, fetthaltig.

Fig. 10. Stück eines Querschnittes des Processus vermiformis. Vergr. H. Obj. 4, Ok. 2, Nr. 30 d. Anh. Schleimhaut verschmälert, Submucosa verbreitert und fetthaltig.

Fig. 11. Querschnitt des Wurmfortsatzes. Vergr. H. Obj. 8, Z. Ok. 2, Nr. 35 d. Anh. Wand dünn, Lichtung obliteriert. l. Lumen.

Fig. 12. Querschnitt eines Wurmfortsatzes. Vergr. H. Obj. 2, (Det. mit Obj. 4), Ok. 2, Nr. 38 des Anhanges, Lumen obliteriert. Drüsen in der Schleimhaut.

Tafel XI/XII.

Fig. 13. Querschnitt des Wurmfortsatzes. Dasselbe Präparat wie das auf Fig. 9 abgebildete. Vergr. H. Obj. 2, Z. Ok. 4, Nr. 34 des Anhanges. Proximales Stück. Schleimhaut und Submucosa verdickt, letztere auch fetthaltig.

Fig. 14. Dasselbe Objekt. Vergr. H. Obj. 4, Z. Ok. 2. Mittleres Stück, Lumen grösstenteils obliteriert, Schleimhaut drüsenfrei, aber adenoid infiltriert.

Fig. 15. Querschnitt eines Wurmfortsatzes. Lupenvergrösserung. Details mit H. Obj. 2 eingezeichnet. Schleimhaut drüsen- und follikelhaltig. Submucosa verdickt und fetthaltig. Nr. 25 des Anhanges.

Fig. 16. Dasselbe Präparat. Lupenvergr. Det. mit H. Obj. 2, Ok. 2 eingezeichnet, Nr. 25 des Anhanges. Lumen obliteriert. An Stelle der Schleimhaut ein drüsenloser, aber noch Reste von Follikeln (die zwei dunkel gehaltenen Stellen der Schleimhaut) enthaltender Bindegewebskern.

Fig. 17. Querschnitt eines Wurmfortsatzes. Vergr. Obj. 2, Ok. 2. Details mit Obj. 4 eingezeichnet. Nr. 39 und 40 des Anhanges. Lumen obliteriert, Schleimhaut einen reinen Bindegewebskern bildend, Submucosa fetthaltig.

Fig. 18. Querschnitt eines Wurmfortsatzes. Vergr. H. Obj. 2, Ok. 2. Nr. 37 des Anhanges. Lumen obliteriert. Submucosa verbreitert, fetthaltig und starke Gefässe führend.

Fig. 19. Querschnitt eines atrophischen Wurmfortsatzes. Vergr. Obj. 2, Ok. 2, Nr. 48—52 des Anhanges. Lumen obliteriert, Mucosa und Submucosa eine bindegewebige Masse bildend.

Fig. 20. Querschnitt eines obliterierten Processus vermiformis. Vergr. Obj. 4, Ok. 2.

Aus dem anatomischen Institut zu Göttingen.

# DER HARNLEITER DER WIRBELTIERE.

VON

**Dr. R. DISSELHORST.**

IN TÜBINGEN.

*Mit 18 Abbildungen auf Tafel XIII–XV.*

Seit Engelmann (1) im Jahre 1869 in einer umfassenden Arbeit die Physiologie des Ureters behandelt hat, ist das bis dahin wenig bearbeitete Organ Gegenstand mehrfacher anatomischer und physiologischer Untersuchungen geworden: denn die Ergebnisse Engelmanns, welcher die peristaltische Wellenbewegung eines aus glatter Muskulatur bestehenden Rohres ohne automatische Centren zustande kommen liess, brachten ein bis dahin neues Moment in die Lehre von der peristaltischen Bewegung überhaupt, nämlich die Leitung des Impulses von Muskelzelle zu Muskelzelle ohne Vermittelung von Nerven. Ich halte es nicht für überflüssig, den Engelmann'schen Standpunkt in diesen Fragen noch einmal kurz mit seinen eigenen Worten zu wiederholen. Es heisst am Schlusse seiner Arbeit: „Die Muskelzellen des Ureters, da Ganglien sowohl wie motorische Nervenfasern fehlen, sind automatische Gebilde; die eigentliche Ursache der Ureterbewegung ist noch nicht klar — die Muskelsubstanz ist automatisch erregbar." Ferner: „Das peristaltische und antiperistaltische Fortschreiten der Bewegung kommt dadurch zustande, dass die Erregung ohne Vermittelung von Ganglienzellen oder Nervenfasern direkt von Muskelzelle auf Muskelzelle fortgepflanzt wird." Endlich kommt Engelmann zu dem anatomisch interessanten Schlusse (p. 275): „Es scheint daraus (dass auch ausgeschnittene ganglienfreie Ureterstücke einer Kontraktion fähig sind) sogar mit Notwendigkeit zu folgen,

dass der Ureter in seiner ganzen Länge vom Isthmus bis zur Blase keine motorischen Nervenfasern enthält."

Solche Schlüsse mussten ein berechtigtes Aufsehen erregen, umsomehr, als die Kenntnis von der Innervation der glatten Muskulatur zu jener Zeit noch dürftiger war, wie heute, und die Physiologie ausser der Bewegung am Herzschlauche junger Wirbeltierembryonen eine Analogie dafür im Säugetierkörper kaum zu finden wusste; deshalb rückt der Ureter erheblich mehr in das Interesse der Forschung. und es bleibt nicht bloss bei der Untersuchung des nervösen Apparates, auch die Kenntnis von den übrigen Bestandteilen des Organs erfährt neue Förderung. Die wesentlichen seitdem erschienenen einschlägigen Arbeiten sind die folgenden.

Im Jahre 1871 bearbeitete Obersteiner (2) in Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben die Anatomie der Harnblase und des Ureters und gelangte bezüglich der Nervenverhältnisse zu einem ähnlich negativen Resultat, wie Engelmann, indem er Ganglienzellen nur in dem von diesem sogenannten Grundplexus der Adventitia nachweisen konnte.

Eglis 1873 erschienene Arbeit (3) lässt die Nerven beiseite, und beschäftigt sich ausschliesslich mit vergleichenden Untersuchungen des Nierenbeckens auf das Vorhandensein drüsiger Organe. Auch zieht der Autor eine Arbeit von Unruh (21) an, dessen Angaben über zusammengesetzte Drüsen im Nierenbecken des Menschen bestätigt werden.

Kurz hintereinander erschienen dann zwei weitere einschlägige Arbeiten, die eine im Jahre 1878 von A. Dogiel (4), welche sich wieder ausschliesslich mit dem nervösen Apparat des Ureters befasst, die andere im Jahre 1880 von Hamburger, (5) welche wesentlich die Histologie des Nierenbeckens und des Harnleiters und dessen Epithel behandelt.

Die letzte mir bekannt gewordene anatomische Bearbeitung der Harnwege stammt aus dem Jahre 1881 von Rudolf Maier (6);

sie beschäftigt sich ausschliesslich mit den nervösen Apparaten des Ureters und Nierenbeckens.

Bei den Fortschritten, welche seit dieser Zeit die histologische Technik nach jeder Richtung, speziell auch bezüglich der Nervenuntersuchung, gemacht hatte, lag es nahe, den Ureter der Vertebraten nach allen Seiten hin einer erneuten zusammenfassenden Untersuchung zu unterziehen, wobei der historischen Entwickelung unserer Kenntnisse wegen der Nervenversorgung des Harnleiters besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden war. Zu diesem Zweck wurde von einer grossen Anzahl von Tieren entweder der Ureter allein oder auch der gesamte Harnapparat von der Niere bis zur Blase in Serienschnitte zerlegt und unter Zuhilfenahme geeigneter Färbemethoden untersucht. Die Schnittfolgen wurden nach dem Verfahren von Obregia angefertigt und ich will noch bemerken, dass sämtliche Säugetierorgane lebenswarm in Flemming'sche Lösung eingelegt und nach seiner Vorschrift weiterbehandelt wurden; auch menschliche Organe konnte ich schon wenige Stunden nach dem Tode in gleicher Weise konservieren.

Die Organe niederer Wirbeltiere behandelte ich, wenn lebensfrisch, meist mit Chromessigsäure.

Ausserdem wurden noch viele nur auf die Darstellung des Nervenverlaufes abzielende Versuche nach den Methoden von Golgi und Ehrlich an Kaninchen, Igel, Spitz- und Hausmäusen, sowie an Fröschen angestellt.

Wegen der verschiedenen entwickelungsgeschichtlichen Stellung der Harnorgane in der Reihe der Wirbeltiere ist es nicht möglich, den Bau des Ureters unter einem ganz einheitlichen Gesichtspunkt zu betrachten; es müssen vielmehr die Amnioten, welche eine definitive Niere (Metanephros) bilden, von den Anamnien, welche lebenslänglich die Urniere (Mesonephros) benützen, unterschieden werden.

# I. Amnioten.

## Säugetiere.

Unter diesen muss wieder der Mensch voranstehen, da alle seine Organe, mithin auch der Ureter die eingehendste Untersuchung erfahren haben und am besten bekannt sind. Es sei mir erlaubt, meine Befunde als Grundlage für das Folgende in extenso anzuführen.

Das Epithel des menschlichen Ureters lässt eine mächtige Schichtung erkennen und steht in 6—8 Lagen übereinander. Wie bekannt, ist es das „Übergangsepithel" Henles, welches in seinen unteren und mittleren Schichten überwiegend cylindrische bis keulenartige Zellformen aufweist. Die oberen Schichten sind flacher, die oberste besteht aus platten vielgestaltigen Deckzellen. Für die einzelnen Zellformen giebt Toldt (36) gute Abbildungen. Zellkerne, Kernkörperchen, Granulierung des Protoplasmas zeigen nichts, was eine besondere Beschreibung nötig machte. Von langen, spindelförmigen Elementen im Epithel wird unten noch die Rede sein.

Die Propria besteht aus einem zarten, kernreichen Bindegewebe, welches elastische Fasern enthält; sie ist beim Menschen nicht stark entwickelt und liegt hier, wie fast bei allen Säugetieren in Längsfalten. In ihr verlaufen Gefässe in grosser Anzahl, besonders mächtige Venen, denen sich Netze auffallend weiter, gerade gestreckter Kapillaren zugesellen. Letztere lassen sich bis dicht unter das Epithel verfolgen, welches vielerorts direkt auf ihrer Wand steht (Taf. XIII, Fig. 3). Auf Querschnitten findet man in der Propria Nervenbündel und vereinzelte markhaltige und graue Fasern. Gegen das Epithel wird die Propria begrenzt durch eine feine, kernhaltige Begrenzungsmembran, welche aber ohne besondere Vorkehrungen schwer zu sehen ist.

Es ist auffallend, wie fast alle Beobachter der Muskulatur des Harnleiters eine mehr oder minder geordnete Schichtung

zuschreiben, und wie dennoch die Untersuchungsergebnisse in diesem Punkt so wenig übereinstimmen. Das letztere lässt sich eher verstehen, wenn man sich überzeugt, dass in der Anordnung der Uretermuskulatur eine strenge Regelmässigkeit, wie etwa am Darmrohr, keineswegs obwaltet. Ich habe Querschnitte aus allen Gegenden des menschlichen Ureters verglichen und fast jeder ergab in Bezug auf die Anordnung der Muskelzüge ein etwas anderes Bild. Es kann freilich keinem Zweifel unterliegen, dass die äusseren Teile der Muskulatur mehr ringförmig, die inneren mehr längslaufend angeordnet sind; im unteren Dritteil des Harnleiters erreichen letztere sogar oft eine bedeutende Mächtigkeit, doch ist eine dogmatische Einteilung in Ring- und Längsmuskulatur deshalb unzulässig, weil neben dieser auch alle möglichen anderen Richtungen vertreten sind, wie meine Abbildung (Taf. XIII, Fig. 1) erweist. Die Bündel sind dabei in ein Bindegewebe eingeschlossen, welches sich aus der Adventitia in die Muscularis fortpflanzt. Dasselbe drängt die Muskelbündel auseinander, umscheidet sie und wird im allgemeinen um so kernreicher, je näher es der Propria rückt. Es erreicht an manchen Stellen eine solche Mächtigkeit, dass man eher berechtigt wäre, von einem Bindegewebsrohre mit eingesprengter Muskulatur zu reden, als umgekehrt. Es ist ebenso wie das Bindegewebe der Propria Träger nicht unbeträchtlicher Gefässe (Taf. XIII, Fig. 1), in deren bindegewebiger Umhüllung nicht selten Nervenbündel gefunden werden.

Die bindegewebige Umhüllung des Ureters ist beim Menschen kräftig entwickelt und besteht aus einem ziemlich lockeren, derben, kernarmen Bindegewebe, welches, in groben Bündeln angeordnet, elastische Fasern in beträchtlicher Menge aufweist. Neben ziemlich zahlreichen elastischen Spiralen, welche bisher für diesen Ort nicht bekannt waren, enthält die Adventitia auch gewaltige Gefässe, augenscheinlich die Hauptstämme der in Muskularis und Propria erwähnten. Den mächtigen

Venen, welche auf einem Querschnitt sogleich in die Augen fallen (Taf. XIII, Fig. 1), entsprechen nicht minder starke Arterien, deren bedeutende Wandstärke und geschlängelter Verlauf bemerkenswert erscheinen. Auch grosse Lymphgefässe fehlen nicht, sowie ein später zu beschreibender Nervenplexus. Fast stets findet sich in den Bindegewebsmaschen Fett.

Das Nierenbecken hat einen mit dem Harnleiter durchaus übereinstimmenden Bau. Das Verhältnis von Bindegewebe und Muskulatur, von Kapillaren und Epithel ist ganz dasselbe. Die Schichtung des letzteren ist niederer als im Ureter. Es finden sich ferner im Nierenbecken mit Epithel ausgekleidete Einsenkungen der Schleimhaut, den Balgdrüsen der Zunge etwa vergleichbar; das Epithel verändert sich in denselben nicht. Wirkliche Drüsen, wie lymphatische Follikel konnten weder im Harnleiter noch im Nierenbecken nachgewiesen werden.

Die nervösen Elemente finden sich in grösster Reichhaltigkeit im Nierenbecken und am Blasenende des Ureters, wo man Ganglien und grössere Nervenstämme antrifft. Das eigentliche Ureterrohr ist frei von ersteren und zeigt letztere nur in spärlicher Zahl.

Überblickt man die Reihe der Säugetiere, dann fällt es sogleich auf, dass das Epithel eine grosse Beständigkeit zeigt. Weder die Grösse der einzelnen Zellen noch die der Kerne, noch die allgemeine Anordnung schwankt in weiten Grenzen und es ist gleichgiltig, ob man ein Organ vom Menschen, vom Pferd, vom Kaninchen, von der Fledermaus vor sich hat; aber auch die Dicke der ganzen Epithelschichte ist nicht allzugrossen Schwankungen ausgesetzt. An der Spitze der von mir untersuchten Säugetiere steht das Pferd, dessen Harnleiterepithel in Bezug auf Grösse der einzelnen Zellen und auf Mächtigkeit der Schichtung weder vom Menschen noch von einem der übrigen grossen Säugetiere erreicht wird. Beim Rind wurde eine weit geringere Schichtung gefunden, bei der Fledermaus

wieder war die Epithelschichte so hoch, dass nur ein kleines Lumen Platz fand. Offenbar handelt es sich bei diesen Unterschieden vielfach um Verschiedenheiten im Kontraktionszustand der untersuchten Organe, welcher ja auf die Mächtigkeit der Epithelschichte einen bestimmenden Einfluss ausüben muss.

Was die einzelnen Zellformen anlangt, so ergeben Isolationspräparate aus Müller'scher Flüssigkeit die verschiedenartigsten Bilder: Neben ausgesprochen keulenförmigen kommen plumpe, mit einem oder mehreren Fortsätzen versehene Zellen vor, dazwischen wieder grosse, platte Elemente von Wetzsteinform, sämtlich mit schönem, stark granuliertem Kern versehen, welcher ein mehr oder minder deutliches Kernkörperchen erkennen lässt. Die grösste Vielgestaltigkeit zeigt, wie bekannt, das Deckepithel.

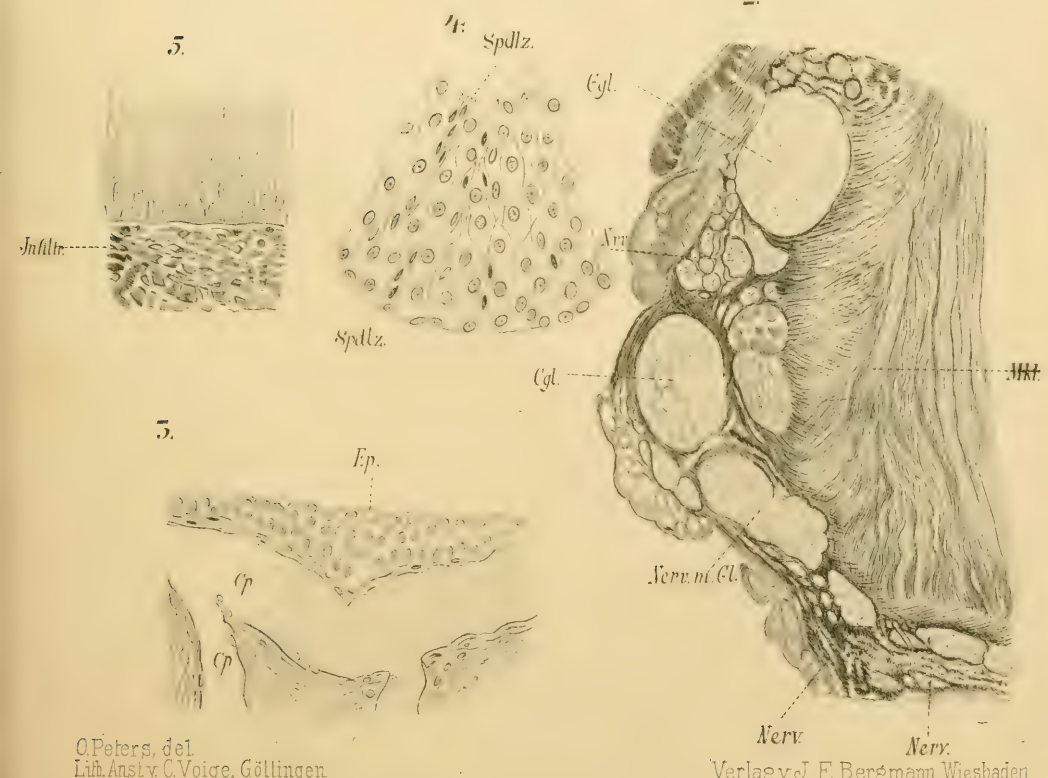
Hamburger (5) spricht dem Harnleiterepithel einen Cuticularsaum zu, welcher beim Rind sogar verhornt sein, während er beim Pferd schwächer ausgeprägt sein soll. Einen solchen Cuticularsaum nachzuweisen, ist mir nicht gelungen, wohl aber zeigen die Deckzellen zuweilen im ganzen einen starken Glanz, welcher mir besonders beim Rind sehr auffiel. In der sehr naturtreuen Abbildung des Epithels der menschlichen Harnwege welche Fr. Merkel in dem von ihm bearbeiteten Henle'schen Grundriss der Anatomie (p. 217, Fig. 1) giebt, ist dieses dunkle Ansehen der Deckschichte deutlich hervorgehoben. Die Zellen senden an ihrer Unterseite kurze Fortsätze zwischen die zunächst gelegenen Epithelzellen hinein; sie hängen so enge zusammen, dass sie sich oft auf lange Strecken im ganzen von der Unterlage ablösen. Es geschieht dies bekanntlich auch beim Lebenden und man kann sie gelegentlich unter pathologischen Verhältnissen im Urin finden. Die Vereinigung zu einer deckenden Haut ist eine so enge, dass es z. B. beim Kaninchen nicht überall möglich war, in derselben deutliche Zellgrenzen und Kerne wahrzunehmen; die Schichte lag dann auf Querschnitten

wie eine feine, trübe Leiste auf der sonst vorzüglich scharf gezeichneten Zellschichte des Harnleiters.

Es ist nun noch zweier Spezialbefunde zu gedenken:

Bei der Ratte fanden sich einzeln oder in Gruppen zusammenstehend helle grosse Zellen, welche sich der Bläschenform nähern; sie sind wohl identisch mit denen, welche Hamburger (5) im Harnleiterepithel des Pferdes fand. Es dürfte sich bei ihnen nur um Quellungserscheinungen handeln. Das Epithel des Rattenureters war nicht tadellos konserviert, während das des Pferdeharnleiters, wo ich sie nicht finden konnte, einen ausgezeichneten Erhaltungszustand aufwies. Bei diesem letzteren Tier fanden sich dagegen in grösster Häufigkeit Elemente im Epithel welche ihrer wahren Natur nach keineswegs leicht zu erkennen waren. Es sind dies schmale, stäbchenförmige Kerne, welche sich in Karmin tiefdunkel färben und an die sich ein langer fadenförmiger Fortsatz anschliesst. Derselbe geht nach der Propria hin und setzt sich scheinbar in feine Faserzüge fort, welche aus dieser gegen das Epithel aufsteigen. Man muss nun glauben, die faserigen Gebilde im Epithel seien Zellen, welche aus dem Bindegewebe in das Epithel eintreten. Das Bild ist so frappant, dass es selbst erfahrene Beobachter täuschen könnte. Flächenschnitte und Isolationen lehren aber bei genauem Zusehen, dass es sich um Kantenansichten von platten Zellen handelt, welche in die Schichte der keulenförmig gestalteten Zellen eingeschaltet sind. Nachdem diese Verhältnisse erst beim Pferde klar gelegt waren, hielt es nicht schwer, Ähnliches auch beim Menschen und den andern Säugern zu beobachten. Offenbar wird die Form dieser Zellen durch den jeweiligen Faltungszustand des Ureterrohres hervorgerufen oder doch beeinflusst.

Die Propria der Schleimhaut ist bei den von mir untersuchten Säugetieren ganz nach dem gleichen Typus gebaut, wie beim Menschen. Zunächst fällt die sehr regelmässige Längs-




O. Peters, del.
Lith. Anst. v. C. Voige, Göttingen.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

faltung auf, welche ich nur bei der Fledermaus vermisste. Dieselbe giebt dem Querschnittsbild oft ein zierliches Ansehen; so ähnelte dasselbe z. B. beim Pferde ganz einer Citronenscheibe. Zur Entscheidung der Frage, ob etwas an dieser Faltenbildung persistent sei, wurden Ureterstücke unter mässigem Druck mit Alkohol aufgespritzt und gehärtet. Schnitte zeigten nunmehr eine völlig glatte Wand; die Falten sind also völlig verstreichbar. Auf Querschnitten sieht es nun häufig so aus, als drängen dunkler gefärbte Bindegewebszüge durch die wie Papillen aussehenden Falten hindurch in das Epithel vor, um sich in die dort beschriebenen spindelförmig erscheinenden Elemente fortzusetzen. Dies ist jedoch, wie oben schon bemerkt wurde, eine Täuschung, denn wie man an Schnitten nachzuweisen vermag, deren maceriertes Epithel durch Schütteln entfernt ist, wird die Propria durch eine wohlcharakterisierte Grenzmembran scharf gegen dasselbe abgeschlossen.

Die zahlreichen und grossen Gefässe, weite Venenlumina und Kapillaren, welche von der Schleimhaut des Menschen erwähnt wurden, findet man auch bei den anderen Säugern, weniger bei den kleinen als bei den grossen. Neben der Grösse spielen aber auch Artverschiedenheiten mit hinein, welche es bewirken, dass bei den Wiederkäuern (Rind und Schaf) ein ganz besonders reiches Netz weiter Kapillaren vorhanden ist. Bei ihnen ist es auch allenthalben klar zu sehen, dass das Epithel unmittelbar auf der Kapillarwand steht. Bianchi-Mariotti (37) behauptet dies auch vom menschlichen Ureter; auch Engelmann (1) fand bei diesem das Gleiche. Obersteiner (2) scheint dagegen die Lage der Kapillargefässe beim Menschen eine weniger oberflächliche zu sein. Ich selbst konnte bei diesem nur im Nierenbecken einen direkten Kontakt zwischen Epithel und Kapillaren wahrnehmen, im Ureter schien stets noch eine kleine Bindegewebsschichte zwischen beiden zu sein; doch ist immerhin denkbar, dass hier eine nicht ganz genau quer durch das

Rohr führende Schnittrichtung eine Täuschung veranlasst. Injizierte Präparate, welche mir nicht zu Gebote standen, werden die Lösung bringen.

Was die Frage nach einer besonderen gegenseitigen Abgrenzung von Propria und Epithel angeht, so findet man an gutkonservierten Schnitten, an welchen die Dinge in der Lage geblieben sind, nichts derartiges. Untersucht man jedoch halbmacerierte Leichenureteren, dann ist an vielen Stellen zu bemerken, wie sich eine auf dem Querschnitt linear und scharfkonturierte Lamelle von der Schleimhaut abhebt (Taf. XIV, Fig. 2). Eine besondere Struktur dieser Begrenzungslamelle ist begreiflicher Weise an den Organen älterer Leichen nicht mehr nachzuweisen; am Pferdeureter, wo sie zufällig mitsamt der Cuticula des Epithels an abgerissenen Epithelstreifen hängen geblieben war, habe ich sie gut untersuchen können und sie aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt gefunden, wie sie für die inneren Schleimhautschichten dieses Tieres charakteristisch sind. Dass die Haut aber trotzdem eine Sonderstellung einnimmt, geht aus ihrer grösseren Widerstandskraft gegen Fäulnis hervor, sowie daraus, dass man sie zuweilen an Schnitten, welche mit einer diffus färbenden Anilinfarbe behandelt sind, ohne weitere Vorkehrungen nachweisen kann.

Nicht allein das Bindegewebe aber hat eine Grenzschichte, sondern auch das Epithel. Setzt man Stücke des aufgeschnittenen Ureters in Müller'scher Flüssigkeit der Maceration aus, und entfernt dann das Epithel durch Schütteln, dann wird man an Längsschnitten immer Stellen finden, wo Reste des Epithels auf einer von der Unterlage gelösten, strukturlosen, glashellen Membran stehen; zuweilen beobachtet man sie auf weite Strecken hin ganz isoliert. Ihrem ganzen Aussehen nach kann man es nur mit einem cuticular entstandenen Gebilde zu thun haben, etwa wie bei den Fussplatten des Hornhautepithels.

Man wird nach Vorstehendem nicht irre gehen, wenn man zwischen Schleimhaut und Epithel eine doppelte Begrenzungs-

schichte annimmt, eine feine zellige Membran, welche der Propria angehört und eine homogene Haut cuticularer Natur, welche dem Epithel zuzurechnen ist. Wenn oben gesagt ist, dass das Epithel direkt auf der Kapillarwand stehe, so ist dies natürlich mit der Einschränkung zu verstehen, dass daselbst diese Begrenzungsschichte nicht fehlt.

An der Peripherie der Propria gegen die Muscularis hin, findet sich eine elastische Lamelle, welche auch Hamburger (5) gesehen hat. Dieselbe tritt entweder in Form eines zierlichen Netzes auf, oder in teppichartiger Anordnung, wobei an vielen Stellen die Fasern senkrecht zu einander liegen. Beim Schwein ist sie von beträchtlicher Stärke, wie ja bei diesem Tier der Bindegewebsapparat des ganzen Körpers eine derbe und starke Entwickelung zeigt.

In der Anordnung der Muskelelemente des Harnleiters besteht bei den untersuchten Säugetieren ebensowenig eine strenge Regelmässigkeit, wie beim Menschen. Es ist die Anordnung der Uretermuskulatur eben im ganzen und grossen die gleiche, wie in der Blase und in dem Nierenbecken. Gemeinsam ist allen die mehr oder minder kräftige Ringfaserschichte. Dieselbe ist auch die primär auftretende. Ein fünf Wochen alter Embryo vom Schwein zeigte sie nahezu allein entwickelt, während die Längsfasern nur durch einige wenige Muskelzellen angedeutet waren; beim ausgewachsenen Schwein sind diese letzteren in nicht unbeträchtlicher Menge vorhanden. Bei grösseren Säugetieren treten auch die Längsfaserzüge regelmässig auf; es wird dann die Ringschichte stets von ihnen in die Mitte genommen. Ebenso wie beim Menschen finden sich aber auch bei ihnen zahlreiche Faserbündel, welche sich nicht streng an die beiden Hauptfaserrichtungen halten, sondern in allen möglichen Richtungen verlaufen. Bei kleinen Säugern findet man die Längsfaserschichte keineswegs überall deutlich ausgebildet, oft tragen lange Strecken des Harnleiters nur Ringmuskulatur.

So war z. B. bei der Katze der untere Teil, bei der Fledermaus der obere Teil des Harnleiters frei von Längsfasern. Bei der Ratte treten sie im ganzen nur schwach und undeutlich auf In einer Reihe von Fällen, aber nicht überall, findet man endlich Muskelbündel, welche den Ureter in einiger Entfernung begleiten und sich dann verlieren.

Von Interesse ist es, dass beim Schaf, der Katze und besonders deutlich bei der Ratte die sehr grossen Muskelzellen beobachtet wurden, wie sie Kölliker aus der Vena cava beschreibt. Sie scheinen eine besondere Bedeutung nicht zu haben, da sie bei der einen Art fehlen, bei der anderen vorhanden sein können.

Die Adventitia zeigt sich bei Pferd und Katze sehr stark, bei Wiederkäuern dagegen wenig entwickelt. Elastische Spiralen sind auch bei den Säugern wie beim Menschen zu beobachten. Am schönsten präsentieren sie sich an Goldpräparaten, wo sie tiefschwarz gefärbt, korkzieherartig im Gewebe liegen. Überall finden sich sehr starke, geschlängelt verlaufende Arterien, weitklaffende Venen und wohlumgrenzte Lymphgefässe, an welche sich besonders der Kaninchenureter reich erwies.

Zum Schlusse dieses Abschnittes ist der Drüsen und lymphatischen Elemente zu gedenken, wie sie von Egli (3) und Unruh (21) für den Menschen und einige Tiere beschrieben sind. Ich habe die von letzterem Autor beim Menschen gefundenen und von Egli bestätigten Drüsen unter dem Epithel des Harnleiters nicht zu finden vermocht, auch dergleichen bei den von mir untersuchten Tieren nicht gesehen. Meine Untersuchungen unterstützen demnach die Annahme Egli's dass es sich hierbei um ganz inkonstante Gebilde handelt; dem Neugeborenen fehlen sie nach seinen Beobachtungen stets.

Nachdem meine Untersuchungen schon abgeschlossen waren, erschien in neuerer Zeit eine Arbeit v. Brunn's (22) über diesen Gegenstand; seine Ergebnisse veranlassten mich, eine noch-

malige erneute Prüfung der fraglichen Angelegenheit vorzunehmen, und kann ich v. Brunn's Resultate für Nierenbecken und Harnleiter des Menschen im wesentlichen bestätigen — die menschliche Harnblase habe ich nicht untersucht.

Der Harnleiter des Menschen nimmt bezüglich des Verhaltens der Schleimhaut den Tieren gegenüber insofern eine Sonderstellung ein, als die vorspringenden Schleimhautfalten einzelne feine, nur aus wenigen Lamellen bestehende Bindegewebssepten in das Epithel vorsenden, welche von zwei Seiten zu einem Ringe zusammenwachsend, Gruppen von Epithelzellen abschnüren und in sich einschliessen. So entstehen jene beeren- und kreisförmigen Epithelgebilde, welche v. Brunn auf seiner Tafel 2 sehr schön abbildet. An Flachschnitten sieht man ein solches Epithelnest oft in seiner bindegewebigen Umhüllung liegen, wie den Glomerulus in der Bowmann'schen Kapsel. Solche Bilder ähneln täuschend den von v. Brunn für die Harnblase gezeichneten Epithelnestern; an Schnittfolgen lässt sich leicht beobachten, wie die gleichen Gebilde im Nierenbecken thatsächlich nichts anderes sind, als tiefe, oft vielfach ausgebuchtete Schleimhautkrypten, welche dann auf gewissen Querschnittsebenen das Aussehen acinöser Drüsen gewinnen. Die Serie ergiebt aber bald, dass das Lumen der vermeintlichen Drüse grösser und grösser wird, bis schliesslich die ganze Einstülpung sich ausgleicht und wieder in die Schleimhaut ausläuft. Ich habe diese Dinge von vornherein für nichts anderes als kryptenartige Einstülpungen gehalten, weil das Schleimhautepithel sich ohne jede Veränderung in dieselben fortsetzt und weil die Schnittfolgen das wirkliche Verhalten dieser Gebilde leicht aufklärten. Da die Zellformen in den mittleren Lagen des Übergangsepithels oft cylinder- bis keulenförmig sind, so ist der Irrtum Hamburgers, welcher die Epithelien seiner vermeintlichen Drüsen für Cylinderepithelien hielt, begreiflich.

Hervorheben möchte ich noch, dass ich an Flachschnitten

des Ureters nicht erkennen konnte, dass die sich entgegenwachsenden Bindegewebssepten gegen die Knotenpunkte an Dicke zunehmen, wie es von Brunn an der Harnblase sah.

Bianchi-Mariotti (37) konnte ebenfalls keine Drüsen in Ureter und Nierenbecken des Menschen finden, ebensowenig beim Schwein, Hund, Ochsen und Igel. Ich selbst habe auch bei keinem der von mir untersuchten Säugetiere dergleichen wahrgenommen, speziell nicht im Nierenbecken des Pferdes, dessen Schleimhaut Egli (3) fast ganz aus tubulösen Drüsen bestehen lässt. Eine grosse Zahl aufeinander folgender Flachschnitte gaben ein völlig negatives Resultat. Sollten bei diesem Tiere Drüsen wirklich beobachtet werden, so sind sie entweder ganz inkonstante Gebilde, oder sie kommen sehr vereinzelt vor. Die schleimige Beschaffenheit des Pferdeharns fordert das Vorhandensein von Schleimdrüsen im Nierenbecken keineswegs; um dieselbe hervorzurufen, genügt die Blasenschleimhaut vollkommen.

Auch Hamburger (5) hält weder diese noch andere Drüsen in den harnabführenden Wegen bei Menschen und Tieren für constante Gebilde.

Über das Vorkommen von lymphatischen Elementen in den harnabführenden Wegen sind nur wenige Worte zu sagen; Hamburger (5), welcher den Ureter eines Hingerichteten untersuchte, fand im subepithelialen Gewebe des Nierenbeckens beim Menschen Lymphfollikel, und beim Pferde im Nierenbecken und oberen Teile des Ureters adenoides Gewebe. Inzwischen hat schon Chiari (23) durch eine grosse Anzahl von Untersuchungen erwiesen, dass das lymphatische Gewebe, wenn es in der Schleimhaut der harnabführenden Wege gefunden wird, nur auf pathologischer Grundlage erwächst, und dass in allen einschlägigen Fällen entzündliche Veränderungen der Schleimhaut zugrunde lagen, mit deren Ablauf auch das lymphatische Gewebe verschwindet. Am normalen Gewebe war niemals der-

gleichen zu sehen — ein Befund, dem ich nach den Ergebnissen meiner eigenen Untersuchungen vollkommen beitreten muss.

Auch für das Pferd kann ich das Vorhandensein adenoiden Gewebes nicht bestätigen; auf zahlreichen Flach- und Querschnitten habe ich danach gesucht, stets aber gefunden, dass allerdings die innersten Schichten der Schleimhaut von denen anderer Tiere insofern etwas abweichen, als sie aus mehreren Lagen parallel verlaufender, platter Zellen bestehen, welche von zahlreichen kleinen Öffnungen durchbrochen, ein maschiges Gefüge besitzen. Aber ein solches Gewebe kann man nicht wohl als adenoides bezeichnen, da ihm neben andern charakteristischen Merkmalen die Lymphkörperchen abgehen. Auch die Verbindung der einzelnen Zellen mit einer Bindegewebsfaser kann nicht wohl vorhanden sein; denn zutreffendenfalls müsste man an Präparaten, welche durch Schütteln vom Epithel befreit sind, die Propria unregelmässig begrenzt finden. Das ist aber nicht der Fall, sondern sie zeigt sich wie von einer haarscharfen Linie begrenzt, und aus dieser ragt nichts hervor. Endlich aber ist eine solche Verbindung zwischen Epithelzelle und Bindegewebe ausgeschlossen durch jene doppelte Begrenzungsmembran, welche für Schleimhaut und Epithel an ihrem Orte beschrieben wurde. Dass eine Täuschung leicht möglich ist, habe ich bei Besprechung der Schleimhaut und des Epithels bereits hervorgehoben. Die Frage der von Hamburger verneinten Basalmembran beantwortet sich hiernach von selbst.

Nervöse Apparate. Der Gedanke einer umfassenden Untersuchung auf Nerven und ihre Endorgane vermittelst der neuen Methoden wurde getragen durch die Erwägung, dass innerhalb der Harnleitermuskulatur ein Nervennetz vorhanden sein könne, welches etwa dem Auerbach'schen Plexus des Darmes ähnlich, in erster Linie berufen sein könnte die Bewegungsimpulse, wenn nicht einzuleiten, so doch fortzupflanzen. Denn wenn auch die von

einigen Seiten geäusserte Ansicht, dass für die Fortschaffung des Harns unter normalen Verhältnissen peristaltische Bewegungen des Ureters überhaupt nicht notwendig seien, sondern dass letzterer vielmehr als einfaches Rohr diene, in dem Verhalten des Harnleiters bei niederen Wirbeltieren (Teleostier) eine gewisse Stütze findet, so kommt es doch für die Entscheidung der Nervenfrage wesentlich darauf an, ob im Ureter peristaltische Bewegungen überhaupt ausgelöst werden können, oder nicht! Für diese Möglichkeit aber liegen ausser zahlreichen physiologischen Experimenten an Tieren und einigen Beobachtungen an Hingerichteten Mitteilungen in der Litteratur vor, welche von direkten Beobachtungen der Harnleiterperistaltik am lebenden Menschen berichten. So sah Greig Smith (7) bei Gelegenheit einer Bauchoperation die Peristaltik menschlicher Ureteren, und bestimmte die Dauer des Wellenablaufes zu 4—5 Sekunden, und Zamschin (8) sah aus den in eine Blasenscheidenfistel eingeheilten Ureteren den Urin abwechselnd im Strahle periodisch hervorspritzen. Dergleichen Beobachtungen sind mehrere gemacht worden bei Inversio vesicae, und endlich darf nicht bezweifelt werden, dass peristaltische Bewegungen es sind, welche zur Fortschaffung von Nierensteinen in Anspruch genommen werden. Wenn man hier einwenden wollte, dass dieses Alles unter abnormen Verhältnissen statthabe, so ist es mit dem physiologischen Experiment nicht anders; auch darf nicht vergessen werden, dass in der beim Lebenden stets mehr oder minder gefüllten Harnblase ein gewisser Druck zu überwinden ist. Für die Frage der nervösen Apparate ist, wie gesagt nur von Bedeutung die Möglichkeit der peristaltischen Bewegung. Diese zugegeben, so müssen sich auch die nervösen Einrichtungen finden, welche die Bewegung auslösen, und es ist Aufgabe der anatomischen Forschung, ihre Darstellung anzustreben. Engelmann (1), Dogiel (4), R. Maier (6) haben es versucht; sie befinden sich aber in Bezug auf die Ergeb-

nisse ihrer Untersuchungen nicht in Übereinstimmung und waren noch nicht im Besitz der neuen Methoden, sodass es nötig schien, diese Untersuchungen wieder aufzunehmen. Ich hoffte dabei, die von Engelmann in der Ureterwand vermissten Ganglienzellen und die letzten Endigungen der Nerven in der glatten Muskulatur aufzufinden und darzustellen. Das Folgende mag zeigen, inwieweit mir das gelungen ist.

Was die Lokalisation der gangliösen Elemente und den Ausgangspunkt der Nervenbündel anbelangt, so unterliegt keinem Zweifel, dass Nierenbecken und Blasenende des Ureters es sind, wo man sie zu suchen hat; das eigentliche Ureterrohr ist zum weitaus grössten Teile frei von Ganglienzellen, und es giebt lange Strecken, wo es schwer ist mit dem Mikroskope ohne weiteres Nervenfasern nachzuweisen. Dieses Verhalten ist beim Menschen und allen von mir daraufhin untersuchten Säugetieren dasselbe.

Hervorgehoben muss werden, das die meisten Ganglienhaufen sich in der Nähe von Gefässen finden.

Ich befinde mich somit in Bezug auf die Verteilung der Ganglien- und Nervenmassen bei den Säugern mit Engelmann (1) in Übereinstimmung; nur fand ich ihm entgegen bei vielen Tieren zahlreiche Nervenzellen im Nierenbecken. Auch Dogiel (4), welcher Zupfpräparate untersuchte, fand im wesentlichen dieselbe Verteilung. Ich selbst finde die kürzeste, von Nervenzellen freie Ureterstrecke unter den von mir untersuchten Tieren bei der Ratte, bei welcher der Reichtum nervöser Organe am Harnleiter ein auffallender ist.

Die Ganglienzellen lassen fast immer mehrere (oft 3—4) Kernkörperchen erkennen, sind mehr oder weniger pigmentiert und zeigen beim Kaninchen einen hellen, atlasartigen Glanz.

Ebenso wie Dogiel (4) sah ich dicke Nervenbündel zu den Gangliengruppen ziehen, diese durchflechten und umweben; in einigen Fällen konnte ich beobachten, wie diese grauen Faser-

bündel alsdann direkt an die Wand des Ureters treten; einzelne Nervenzellen liegen aber auch frei im Gewebe zerstreut.

Die überwiegend aus grauen Fasern zusammengesetzten Nervenbündel führen regelmässig auch markhaltige Fasern mit sich, wie es der Zusammensetzung des Sympathicus entspricht. Diese dunkelrandigen Fasern aber, welche auch Engelmann im Grundplexus feststellte, treten in und durch die Wand des Ureters: ich konnte bei der Katze und in noch höherm Grade beim Rinde auf Querschnittfolgen ganze Bündel teils gemischter, teils rein markhaltiger Fasern sowohl in der Nervea, als auch im intermuskulären Bindegewebe nachweisen; beim Kaninchen liegen sie zahlreich an und in der Muskelschicht des Harnleiters.

Inwieweit die dunkelrandigen Nervenfasern an der Innervation der Harnleitermuskulatur Anteil haben, lässt sich, da Endorgane bisher nicht gefunden wurden, kaum sagen; wenn die Erfahrungen, welche W. Wolff (24) bei seinen Untersuchungen über Innervation der glatten Muskulatur machte, zutreffend sind, so kommen markhaltige Fasern hierfür nicht in Frage; er sah sie niemals mit einer Muskelfaser zusammenhängen, und niemals in marklose Fasern übergehen. Nach ihm sind es nur die sympathischen Fasern, welche die glatte Muskulatur innervieren. Man könnte daran denken, dass sie möglicherweise für eine sensible Funktion oder für eine etwaige sekretorische Thätigkeit des Harnleiterepithels in Anspruch genommen werden; ein Anhaltspunkt hiefür aber lässt sich vorläufig nicht erbringen.

Um über die Verbreitung von Ganglien und Nerven in der Ureterwand selbst, und etwaige feine, den Harnleiter umspinnende oder intermuskulär liegende Nervennetze Aufklärung zu erhalten, legte ich nach dem Vorgange von Rudolf Maier (6) Ureteren von Kalb und Schwein viele Wochen hindurch in sogenannten 1/3 Holzessig ein, und fertigte hieraus Zupfpräparate an. Ich muss aber von vornherein bemerken, dass das Abheben des Harnleiters in einzelne Häutchen und Lamellen, was

nach Maiers Angabe so leicht geschehen kann, mir trotz aller Mühe nicht gelingen wollte. Verhältnismässig leicht ist die bindegewebige Hülle abzupräparieren, und am Schweinsureter gelang mir wiederholt, grosse Stücke der Schleimhaut in toto unbeschädigt von der Unterlage abzulösen. Allein das Muskelrohr selbst in einzelne Schichten zu zerlegen, waren alle Bemühungen vergeblich, und bietet dieses schon der gewöhnlichen Art Zupfpräparate herzustellen Schwierigkeiten. Das ist auch begreiflich; denn nach dem an Flach- und Querschnitten Gesehenen liegt die Muskulatur des Ureters durchaus nicht immer in regelmässig von einander abgegrenzten Schichten, sondern ist vielerorts zu ganz unregelmässigen Zügen in einander verflochten. Dazu kommt die starke Durchsetzung und förmliche Umscheidung der Muskelbündel durch Bindegewebe; wie mir Zupfpräparate gezeigt haben, ist das intermuskuläre Bindgewebe besonders fest ineinander verfilzt, und schwer zu entwirren. Nun kommt es aber darauf an, gerade die Muskelwand in einzelne Lamellen zu spalten, um dort ein etwa vorhandenes intermuskuläres Nervennetz darzustellen; bei diesem Bemühen hat mich das Maiersche Verfahren im Stich gelassen, obwohl die Harnleiter bei den zuletzt vorgenommenen Untersuchungen 9 Monate lang in verdünntem Holzessig aufbewahrt wurden.

Im bindegewebigen Überzuge der Holzessigpräparate fanden sich nun sehr deutliche Bündel markloser und dunkelrandiger, mit schönen länglichen Kernen versehene Nervenfasern; sie verlaufen vielfach mit den Gefässen, bilden aber auch unabhängig davon selbständige Netze.

Dieser Befund an der Adventitia des Ureters entspricht auch im Groben dem meiner Untersuchungen mit Methylenblau, von denen sogleich die Rede sein wird.

In der zerzupften Muskulatur fand ich Züge markloser Fasern; Ganglienzellen innerhalb der Muskelwand konnte ich nicht nachweisen, noch irgend eine Andeutung davon sehen.

Was die Schleimhaut anbetrifft, so habe ich auf der, der Muscularis zugekehrten Seite derselben eine Anzahl Faserbündel sehen können; die Struktur wird aber durch die Holzessigbehandlung leicht etwas verwischt, so dass eine einwandfreie Feststellung von Nervengewebe nicht in jedem Falle zu erreichen ist. Ferner fallen vereinzelt liegende grosse Zellen mit stark entwickeltem, dunkelgranuliertem Kern auf; dieselben weichen aber von der bekannten charakteristischen Form der Ganglienzellen so sehr ab, dass sie nicht als solche angesehen werden können. —

Die letzten Endigungen der Nerven, beziehentlich den endlichen Verbleib derselben aufzuklären, untersuchte ich eine grosse Anzahl von Ureteren mit geeigneten Methoden.

Nach Golgi und Ramón y Cajal behandelte Präparate von Pferd, Kalb, Schwein, Kaninchen, Ratte, Igel und Maus haben mir in keinem einzigen Falle brauchbare Resultate ergeben, wiewohl die Organe lebenswarm mit aller Sorgfalt eingelegt und behandelt wurden. Das ist um so auffallender, als andere Organe derselben Tiere (Darm, Herz) mit den Ureteren in dieselbe Lösung gebracht, die Nervenplexus auf das schönste erkennen liessen. Auch das Übertragen in die Silberlösung nach verschiedenen Zeitstufen der Chrom-Osmiumeinwirkung, welches zuweilen gute Resultate giebt, führte hier nicht zum Ziele, ebensowenig eine mehrfache Wiederholung des Verfahrens an denselben Ureterstückchen junger Tiere. Ein Grund für das abweichende Verhalten des Harnleitergewebes ist nicht zu erkennen. Ich bin bemüht, die Versuche fortzusetzen, bezweifle aber, dass nach obigem Verfahren gewonnene Bilder die des Methylenblau an Schönheit und Schärfe der Zeichnung überbieten.

Mit diesem letzteren Reagens wurden an den Harnleitern von Kaninchen und Ratte, Haus- und Spitzmaus sehr gute Resultate erzielt. Die lebenswarmen Organe wurden in auf Bluttemperatur erwärmte Lösungen von Methylenblau in physiologischer Koch-

salzlösung gebracht und dann in Glycerin untersucht. Ich habe, wie Andere, bei diesen Versuchen die Erfahrung gemacht, dass es bisher nicht möglich ist, für das Gelingen Massgebendes in Bezug auf Konzentration der Lösungen, sowie auf die Zeitdauer, durch welche die Organe in der Farbe belassen werden müssen, angeben zu können. Doch will ich soviel bemerken, dass es bei Säugetierureteren oft eines Verweilens von länger als 2 Stunden in ziemlich konzentrierter Farblösung bedurfte, um brauchbare Präparate zu erhalten. Das Gelingen ist Sache des Zufalles und eigener Erfahrung.

Nach manchen vergeblichen Versuchen konnte ich nach der soeben geschilderten Methode auf der Aussenfläche des Ureter des Kaninchens, der Ratte, der Hausmaus und des Frosches ein feines Nervennetz darstellen, welches in seiner regelmässigen Anordnung und in der Feinheit der Fäden ein äusserst zierliches Bild bietet. Der Harnleiter ist von diesem Netze völlig umsponnen; man erkennt leicht, wie die feinern Nerven von stärkeren Bündeln herkommen und schliesslich in feinste Fäden auslaufen, an welchen aber besondere Endorgane nicht zu erkennen sind. (Taf. XIV, Fig. 1.)

Das die grossen Arterien umspinnende Nervennetz, welches ich zugleich mit beobachten konnte, hat sehr viel engere und regelmässigere Maschen, wie das des Harnleiters; überdies sind die Nervenfäden feiner und von ziemlich gleichmässiger Stärke. In den Kreuzungswinkeln liegt regelmässig eine kernartige Anschwellung. —

Für die Untersuchung auf Nerven im Innern der Ureterwand scheint sich die Methylenblau-Methode nicht zu eignen, wohl deshalb, weil nicht möglich ist, die Wandbestandteile und insbesondere die Muskelwand so rasch zu zerzupfen, dass das Gewebe die nötige Lebensfrische behält. Doch ist darüber gewiss das letzte Wort noch nicht gesprochen; es gelang mir in einigen Fällen an Zupfpräparaten des Kaninchenureters durch

Methylenblau feine, strichartige Zeichnungen hervorzurufen, welche den durch die Goldmethode hervorgerufenen sehr ähnlich sind, und welche feinste Nervenverzweigungen kennzeichnen[1]).

Zur Darstellung der feinsten Nervenendigungen in der glatten Muskulatur blieben noch die Goldmethoden. Nach zahlreichen Misserfolgen gelang mir schliesslich, vermittelst der alten Ranvier-schen Gold-Citronensaftmethode am Kalbsureter die feinsten Nervenverzweigungen in der glatten Muskulatur darzustellen. Es sind immer diejenigen Stellen des Organs, welche ein lichtes Graublau bis Violett zeigen, in welchen die Nerven gefunden werden.

Letztere stellen sich als feine und feinste violette bis dunkelblaue Fäserchen dar, welche sich aber bei weitem nicht zu jeder einzelnen Muskelfaser verfolgen lassen, sondern oft über den grössern Teil eines Muskelbündelchens hinlaufen, ehe sie sich in dasselbe einsenken. Durch dieses Verhalten, welches auch Engelmann (1) bekannt war, machen sie von vornherein eine Verwechslung mit der ebenfalls dunkelgefärbten Kittsubstanz unmöglich, da diese ganz regelmässig zwischen den Muskelzellen angeordnet ist. Hervorzuheben ist allerdings, dass der Nerv nicht selten eine Strecke weit mit der Kittsubstanz verläuft, eine Beobachtung, welche schon M. Löwit (26) gemacht hat. Die Form der feinsten Fäserchen ist oft steilwellig, fast spirillenartig, auch fehlt die charakteristische Körnung nicht.

Endorgane, knopfartige Anschwellungen oder Ähnliches ist mir nicht gelungen an den Nerven der glatten Muskulatur des Ureters zu sehen; dagegen konnte ich an den Goldpräparaten auch stärkere, innerhalb der Muskulatur sich teilende Nerven-

---

[1]) Was die Aufbewahrung gut gefärbter Methylen-Präparate anlangt, so kann ich die Erfahrungen Niemaks (25) bestätigen; ich war imstande die meinigen durch zwölf Monate hindurch in Glycerin zu erhalten, nachdem sie vorher einige Stunden in pikrinsaurem Ammoniak gelegen hatten. Die Färbung bekommt wohl einen Stich ins Braunrötliche, lässt aber sonst nichts zu wünschen übrig.

stämme beobachten, wie das ja auch an Holzessigpräparaten zu sehen war.

Wiewohl die eingebetteten Goldpräparate von der Schleimhautseite her nach aussen zu in feinste Flachschnitte zerlegt wurden, so habe ich doch auch mit dieser Methode innerhalb der Muskulatur oder im submukösen Bindgewebe ebensowenig wie Engelmann jemals eine Nervenzelle gefunden; auch gelang es nicht, einen etwa vorhandenen intermuskulären Nervenplexus aufzufinden und darzustellen.

Obzwar nun nicht für jede einzelne Muskelzelle eine besondere Nervenendigung nachgewiesen wurde (ein Ergebnis, welches ich mit Wolff (24) teile), so bin ich doch der Meinung Lustigs (28), welcher das Gegenteil fand, und annimmt, dass durch die Zerstörung, welche die Präparationsmethoden anrichten, vieles übersehen wird. Allerdings konnte auch Retzius (27), der zwar nicht die Muskulatur des Harnleiters untersuchte, dagegen die glatte Muskulatur anderer Organe in ihrem Verhalten zu den Nerven prüfte, mit der von ihm meisterhaft beherrschten Chrom-Silbermethode nicht für jede Muskelzelle ein besonderes Nervenästchen oder eine Nervenendigung nachweisen; wenn man sich aber fragt, zu welchem Zwecke das dichte, durch Methylenblau darstellbare Nervennetz an den Ureter geht, wo diese Nerven schliesslich enden, und wo die zahlreichen gröbern marklosen und dunkelrandigen Fasern bleiben, welche man auf Querschnitten in allen Schichten der Harnleiterwand antrifft, wenn man erwägt, dass zahlreiche graue Faserbündel direkt aus den Ganglien in die Ureterwand eintreten, so kann man nicht wohl umhin anzunehmen, dass diese Nervenmassen im wesentlichen zur Innervation der Muskulatur dienen. Wenn die automatischen Centren auch nicht in der Wand des Ureters selbst liegen, so kann doch der Impuls durch die aus den Ganglien hervorgehenden Nervenbahnen leicht an die Harnleitermuskulatur weiterbefördert werden. Ob die Muskelzellen selbst automatische Ge-

bilde sind, wie Engelmann annimmt, wird erst dann ausser Zweifel sein, wenn es auch der Zukunft nicht gelingen sollte, nervöse Endorgane für jede einzelne derselben festzustellen. Bisher sind dieselben für einzelne Zellen wenigstens nicht gefunden worden.

Über sensible Endigungen im Ureter, welche ohne Frage vorhanden sein müssen, kann ich keine Angabe machen. —

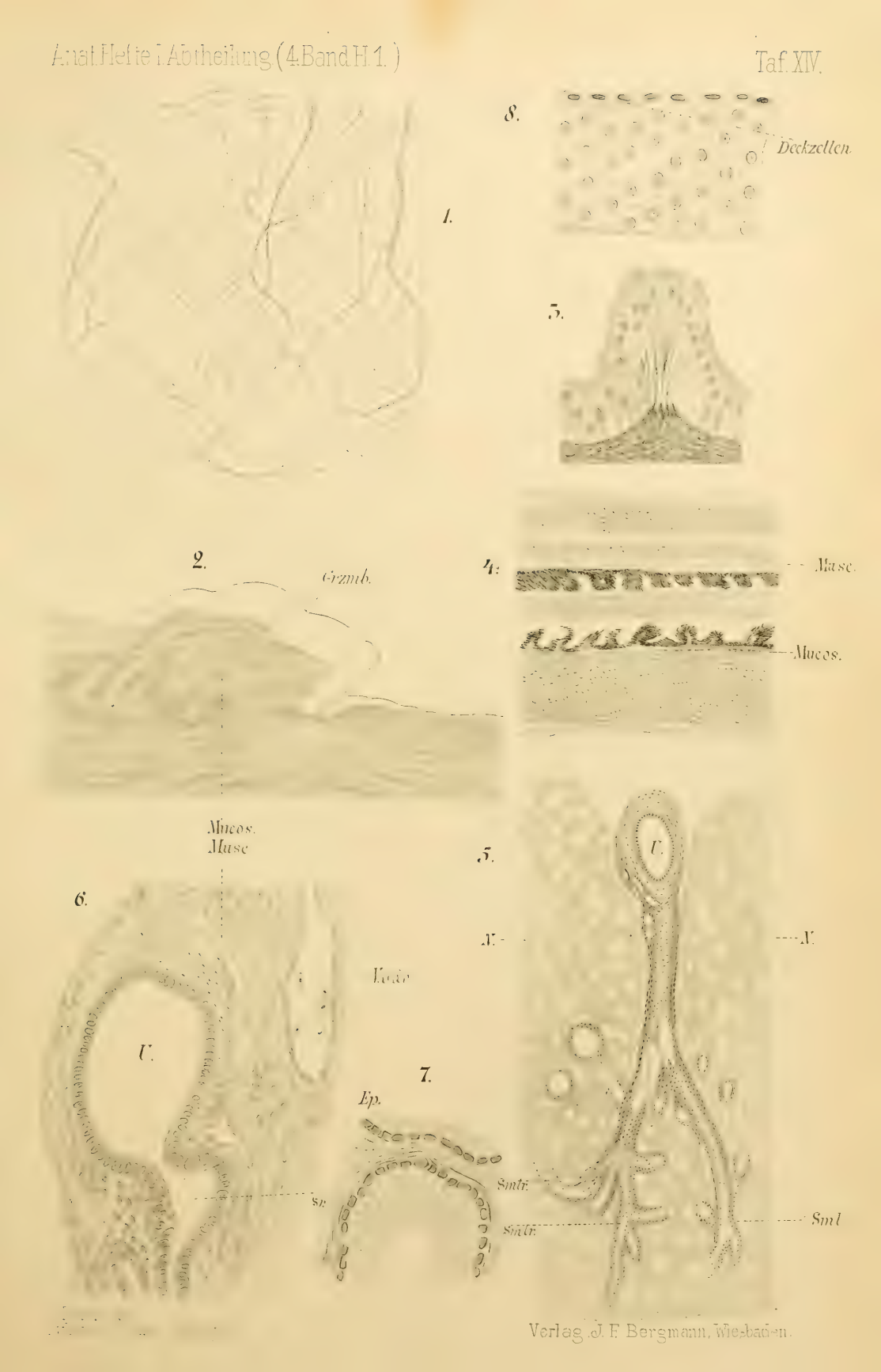
---

## Huhn.

Bei der gleichartigen entwickelungsgeschichtlichen Herkunft des Harnapparates der Vögel mit dem der Säuger, war es eine interessante Aufgabe, zu untersuchen, ob der histologische Charakter der Harnwege mit dem der Säuger mehr harmoniert, als es bei dem makroskopischen Ansehen der Fall ist. Gleich bei der Betrachtung des Epithels des Harnleiters zeigt sich jedoch ein tiefgreifender Unterschied; statt des „Übergangsepithels“ findet man ein Epithel (Taf. XIII, Fig. 5), dessen Zellen in der Form ganz denjenigen gleichen, wie sie an der Magenoberfläche des Menschen vorkommen. Wie diese sind sie an der freien Oberfläche nicht geschlossen, wie diese sind sie als schleimabsondernde Becherzellen anzusehen, wie bei ihnen können die Wände der entleerten Zellen aussehen, als seien sie in das Lumen vorragende Borsten.

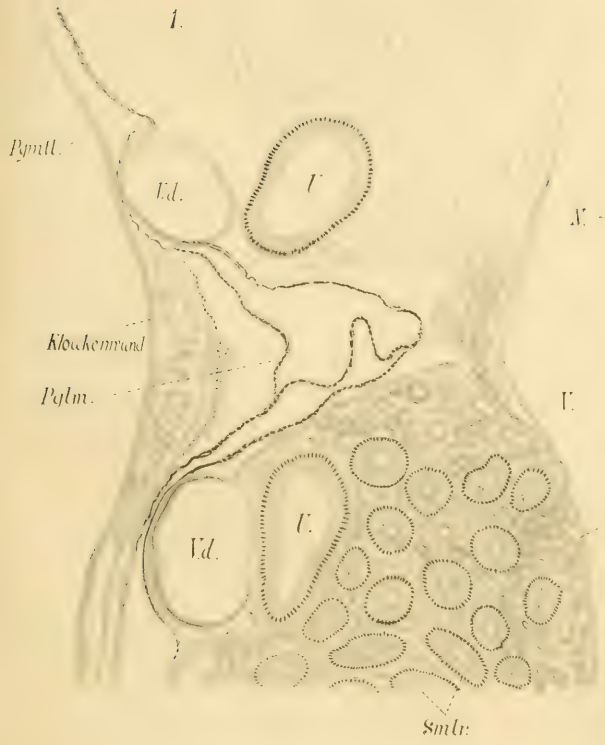
Die Propria lässt eine Infiltration mit Rundzellen erkennen, auch ist ihre Faltung anders beschaffen, wie bei den Säugern. Querschnitte zeigen die gleiche Sternfigur wie bei diesen, Längsschnitte lassen aber auch wie Papillen erscheinende Faltendurchschnitte erkennen (Taf. XIV, Fig. 4); es muss deshalb die Schleimhaut im ganzen eine gitterartige Faltung besitzen, wie etwa die der Gallenblase.

Gegen die Muskulatur ist die Propria durch eine auf

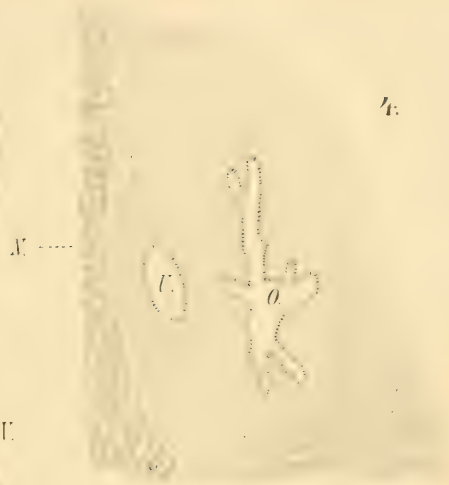



Verlag J. F. Bergmann, Wiesbaden.

1.


Pgmtl.
Vd.
V.
Klockenmund
Pglm.
V.
Vd.
V.
Vkl.
Smdr.

4.


N.
V.
O.

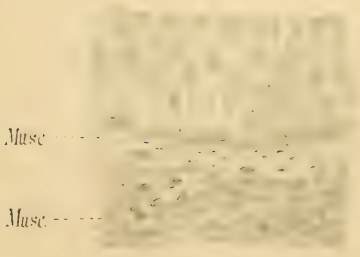
5.

V.
Musc.
Musc.
Brd.
Vdd.

2.

O.
Klw.
Hpl.

3.


Musc.
Musc.

Schnitten als feiner glänzender Streifen auftretende elastische Lamelle abgegrenzt.

Die Muskulatur des Ureters besteht ebenso, wie bei den Säugern im wesentlichen aus einer Ringschichte; längsverlaufende Bündel sind nur spärlich vorhanden; doch ist auf Flachschnitten immerhin eine schwache, innere Längsschichte nachzuweisen, welche in mehreren Lagen übereinander verläuft, und von der sich hie und da schmale Streifen abspalten, die so dicht unter der Propria verlaufen, dass der Anschein einer Muscularis mucosae entsteht. In der Wand der Kloake und noch etwas oberhalb desselben ist die Muskulatur des Harnleiters nur schwach entwickelt; es begleiten ihn aber hier Muskelzüge, welche sich von denen der Kloake abzweigen, eine interessante Analogie zu den bei Raubtieren, Nagetieren und dem Menschen beobachteten Bündeln, welche von der Blase aus den unteren Teil des Ureters in einiger Entfernung begleiten. Das intermuskuläre Bindegewebe unterscheidet sich von dem der Säugetiere ebensowenig, wie die Adventitia. Für letztere aber ist doch eine grössere Regelmässigkeit der äussersten Schichten hervorzuheben, welche in breite Bänder angeordnet sind; sie liegen so, dass der Ureter den Eindruck einer von sich kreuzenden Bändern umwickelten Röhre macht.

Was die nervösen Apparate anlangt, so verhalten sich die der Kloake fast genau so, wie die der Harnblase bei den Säugern; doch finden sich, wie Längsschnitte der unteren Ureterhälfte beweisen, im Gegensatz zu jenen hier noch Nervenstämme und vereinzelte Ganglienzellen, welche unmittelbar an der Muskulatur des Ureter, scheinbar in ausgesparten Lücken desselben liegen. Ein eigentliches Nierenbecken besitzen die Vögel nicht; am obersten Ende des Ureters aber sind Nerven und Ganglienzellen ungewöhnlich zahlreich; letztere treten auch unabhängig von den Gefässen im Gewebe auf. Die nervösen Elemente liegen hier jedoch immer in einiger Entfernung vom Ureter und

den grossen Sammelröhren — innerhalb oder dicht an der Wand derselben konnte ich keine bemerken. —

## Reptilien.

Die Beschreibung der einschlägigen Verhältnisse bei Reptilien muss eine eingehendere sein, als bei den viel untersuchten und wohlbekannten Säugern und Vögeln und muss ausser dem Harnleiter auch die übrigen Teile des Harnapparates so weit, wie es nötig ist, berücksichtigen.

Nach den Untersuchungen Brauns (9) an der Natter entsteht der Harnleiter bei den Reptilien ganz wie bei den übrigen Amnioten, nämlich als eine nach vorn in den seitlichen Teil einer langgestreckten Zellmasse (Nierenanlage) wachsende Ausstülpung des Wolff'schen Ganges. Nachdem im zweiten Lebensjahre der grösste Teil der Urniere schwindet, bleibt der Wolff'sche Gang beim Männchen als Samenleiter zurück — er persistiert also hier im Gegensatz zu Amphibien und Fischen als durchaus selbständiges Gebilde. Der aus diesem Gange ausgestülpte Harnleiter entsendet eine Anzahl von blinden Sprossen, welche ziemlich regelmässig von seiner medialen Wand abgehen, und später zu Sammelgängen werden.

Während bei den weiblichen Exemplaren von Blindschleiche und Eidechse der Wolff'sche Gang bei fortschreitender Allgemeinentwickelung mehr oder minder verkümmert, bleibt er bei den weiblichen Schlangen für das ganze Leben erhalten. „Als langer, am Ovarium beginnender Kanal mündet er wahrscheinlich in die Kloake." (Braun.)

Die paarigen meist langgestreckten Nieren der Reptilien liegen mehr im hintern Teile der Rumpfhöhle zu beiden Seiten der Wirbelsäule nahe der Kloake. Bei Schildkröte, Blindschleiche und Eidechse haben sie einen lappigen Bau; bei ersteren beiden liegen sie nach hinten noch über den Beckenring hinaus, während sie bei den Eidechsen über und jenseit der Kloake mit dem

hinteren Ende in einer Aussparung der Schwanzwurzel gelegen sind. Die Niere der Ringelnatter besitzt eine bedeutende Länge, und reicht nach vorn bis über die letzten Rippen hinaus; am meisten ähnelt ihr im Bau das gleiche Organ der Blindschleiche, welches voluminös und kräftig entwickelt, an seiner ventralen Fläche die an den Harnleiter herantretenden Sammelröhren schon mit blossem Auge erkennen lässt. Durch sehr regelmässige Anordnung und Scheidung der secernierenden und harnleitenden Kanäle ist die Blindschleichenniere vor andern geeignet, ein vereinfachtes Schema der Säugetierniere abzugeben. Bemerkenswert sind die plötzlichen Übergänge der schmalen, secernierenden Harnkanälchen [1]) in die mächtigen, gerade gestreckten Sammelröhren, welche ganz wie der Ureter gebaut sind und in ihn einmünden (Taf. XV, Fig. 1).

Bei den meisten Reptilien soll eine wirkliche Verbindung beider Nieren miteinander nicht vorkommen; Braun (9) sah aber beim Gecko eine hintere und vordere Verwachsung, und obwohl Leydig (10) bei Lacerta vivipara eine Verschmelzung der hintern Nierenenden in Abrede nimmt, so konnte doch Braun für Lacerta agilis dieselbe feststellen. Für die Ringelnatter, bei welcher wie bei allen Ophidiern die rechte Niere mehr nach vorn gelegen ist, konnte ich durch eigene Untersuchungen nachweisen, dass unfern dem hinteren Nierenende eine teilweise Verschmelzung der beiden Nieren stattfindet; bei Lacerta agilis verhält es sich so, dass die Verwachsung das hinterste Nierenende zwar in sich begreift, dass es sich hier aber nicht mehr um wirkliche Verschmelzung des Nierengewebes handelt. Unter-

1) In dem secernierenden Epithel findet sich überall ein körniges, lebergelbes bis braunes Pigment, welches häufig Kern und Protoplasma der Zellen verdeckt; es findet sich auch bei der Natter und in den dorsal gelegenen Harnkanälchen der Anuren. Die chemische Natur des Pigmentes und des Stoffes, an welchen es gebunden ist, sind nach den Untersuchungen Solgers nicht bekannt. [Wiedersheim (33)].

sucht man eine Querschnittfolge der Niere von vorn nach hinten, so senkt sich im hintern Dritteil der Nieren das trennende Bindegewebsseptum dorsalwärts her nur bis auf eine in der Mitte der Niere verlaufende grosse Vene hinab; was von Nierengewebe unterhalb (ventral) dieser Vene liegt, ist durchaus verschmolzen. Weiter nach hinten verschwindet der trennende Bindegewebsstreif eine kleine Strecke weit ganz, und für diese Strecke ist also totale Verschmelzung vorhanden. Am hintersten Ende der Nieren aber tritt das Bindegewebsseptum wieder auf, womit dann hier zwar eine Verwachsung, aber keine Verschmelzung konstituiert ist.

Bei der Blindschleiche findet eine eigentliche Verwachsung gar nicht statt; die Nieren werden jedoch im hinteren Dritteil durch eine Bindegewebsbrücke zusammengehalten, welche ausser kleinen Gefässen stets Ganglienzellen enthält. Die Begrenzung dieses Bindegewebes gegen Nieren, Kloake und Harnleiter wird auf dem Querschnitt durch einen Pigmentstreif angedeutet (Taf. XV, Fig. 1.)

Bei Lacerta agilis ist die Kapsel auf der dorsalen Seite der Niere ungewöhnlich stark entwickelt, und enthält hier neben starken Nervenbündeln spärlich Pigment; auf der ventralen Nierenfläche liegt eine zusammenhängende Pigmentlamelle, welche aber möglicherweise dem Bauchfell angehört.

In den Sammelröhren von Natter und Blindschleiche findet sich häufig glashelles Sekret, welches in Form von kleinen, kreisrunden Bläschen auftritt; der Harn der Reptilien ist indessen nicht bei allen von flüssiger Beschaffenheit, bildet vielmehr bei den Eidechsen einen kalkigen Brei und bei den Schlangen eine feste, harnsäurereiche Masse.

Die am Innenrande der Nieren verlaufenden Harnleiter sind mehr oder minder in das Parenchym eingesenkt und münden gesondert in die Kloake ein. Da die Vasa deferentia gegen

die Kloake hin ventralwärts und nach innen von den Harnleitern zu liegen kommen, so finden sich bei allen männlichen Reptilien die Kloakenöffnungen der Harnleiter lateral gelegen von denen der Samenleiter, respektive münden sie lateralwärts herkommend in eine gemeinsame Papille.

Bei der Blindschleiche verlaufen genannte Kanäle im Bereiche der Niere dicht nebeneinander, vereinigen sich aber in keinem Punkte.

Der Ureter der ausgewachsenen männlichen Ringelnatter verläuft zunächst in Begleitung der Vena renalis advehens lateral, und wendet sich nur in seinem hintern Teile medianwärts, um in die Kloake zu gelangen, wo er gemeinsam mit dem Samenleiter seiner Seite auf einer Papille ausmündet.

Bei den Eidechsen[1]) verhält sich Lage und Verlauf des Harnleiters komplizierter; da die Nieren, wie schon erwähnt, sich nach hinten über das Becken hinaus erstrecken und zum Teil über und jenseits der Kloake liegen, so muss jener Teil der Harnkanälchen, welcher hinter der Einmündung des Harnleiters in die Kloake seine Lage hat, in einen gemeinschaftlichen Sammelgang zusammenlaufen, in welchem das Sekret von hinten nach vorne fliesst. In der That hat Braun (9) entwickelungsgeschichtlich festgestellt, dass in den nach hinten wuchernden Nierenzellstrang ein Kanal eindringt, der von der Vereinigungsstelle des Harnleiters mit dem Wolff'schen Gange entspringt und nach hinten geht; dieser bleibt auch beim erwachsenen Tier der Harnleiter für den hintern Nierenabschnitt.

Über Lage und Verlauf des Harnleiters bei Lacerta ist ferner zu bemerken, dass der eigentliche Stamm des Ureters sehr kurz ist und dauernd median liegt; die grossen Sammelgänge, aus welchen er sich zusammensetzt, sind lange, weite

[1]) Das Material verdanke ich der Güte des Herrn Professor Ehlers.

Röhren, welche in jeder Richtung die Nieren durchziehen und von Venen begleitet werden. In sie münden in regelmässigen Abständen kleine, gebogene Sammelröhrchen, wie die Blätter gewisser Palmen in den Stamm; da sich die Kerne des Ureter- und Sammelröhrenepithels mit Karmin imprägnieren, die des Nierenepithels aber nicht, so entstehen schöne Bilder des Sammelröhrensystems. (Taf. XIV, Fig. 5.)

Der Bau der grossen Sammelgänge ist dem des Harnleiters konform.

Bei der Ringelnatter verläuft der Harnleiter eine Strecke weit frei von Nierengewebe, um zur Kloake zu gelangen; dagegen ist bei Anguis und Lacerta der Lage der Nieren gemäss ein von Nierengewebe freier Abschnitt kaum aufzufinden, und bei der Schildkröte ist er eben angedeutet. Solange nun der Ureter innerhalb oder am Nierenparenchym verläuft, bildet bei allen Reptilien eine mehr oder minder stark entwickelte Bindegewebsscheide die Begrenzung des Epithelrohres, welches den Harnleiter darstellt. In diesem Bindegewebe konnte ich überall Muskelzellen und ganze Muskelzüge nachweisen; besonders findet sich bei Emys eine feine, innere, zirkuläre, und eine äussere gewaltige Längsschicht (Taf. XV, Fig. 3). Auch werden bei diesem Tiere kleine Gruppen abgesprengter Nierenschläuche im umgebenden Bindegewebe des Ureter beobachtet, ebenso mächtige, weite Venen. Wo das Harnleiterrohr im Nierengewebe selbst verläuft und mit demselben verbunden ist, sind die Muskelzellen spärlich vorhanden und eine Faltenbildung kommt nicht zu Stande; wo aber, wie bei Tropidonotus, ein freier Abschnitt entsteht, tritt in diesem eine kräftige, überwiegend ringförmig angeordnete glatte Muskulatur auf, welche alsdann eine schwache Faltenbildung der Schleimhaut bewirkt, sodass das geschichtete Epithel auf den Schleimhautkämmen zu schönen Büscheln angeordnet ist. (Taf. XV, Fig. 5.)

Auch im kurzen Harnleiterstamme der Eidechse konnte ich Muskelzellen nachweisen.

Bei den von mir untersuchten Reptilien hebt sich die drüsenlose Schleimhaut erst im freien Ureterabschnitt deutlicher ab, indem sie dort die erwähnten Falten bildet; bei der Ringelnatter sah ich an abgehobenen Epithelstreifen eine zarte, mit tiefgefärbten Zellkernen versehene Bindegewebslamelle, welche die Begrenzung der Schleimhaut gegen das Epithel darstellt; die Kernfärbung ist in den Zellen dieser Lamelle eine tiefere, als im umliegenden Bindegewebe.

Das Harnleiterepithel anlangend, so verhält es sich bei den mir zu Gebote stehenden Reptilien etwas verschieden:

Das der Schildkröte ist mehrschichtig, die oberste Lage besteht aus Becherzellen mit ovalen Zellkernen. (Taf. XV, Fig. 3.)

Die Ringelnatter besitzt ein einschichtiges aus Becherzellen bestehendes Harnleiterepithel; es ähnelt sehr den oben nicht geschlossenen Cylinderzellen, wie sie vom Huhn beschrieben wurden. Die schmalen, nicht sehr hohen Zellen haben den kleinen ovalen Kern im Fussende, das blasse Zellprotoplasma und die Kernsubstanz lassen feinste Körnung erkennen. (Taf. XV, Fig. 5.)

Ein sehr hohes, aus ausserordentlich schmalen, hellen Cylinderzellen bestehendes einschichtiges Epithel lassen Harnleiter und Sammelröhren der Blindschleiche erkennen; die regelmässigen Zellen sind sehr schlank und tragen im Fussende den sehr kleinen ovalen Kern. Das Protoplasma ist auffallend hell, leicht körnig, die Zellen haben Ähnlichkeit mit den Epithelien in den von Bidder (13) als Samenbläschen gedeuteten Gebilden der männlichen Urodelen. (Taf. XIV, Fig. 7.)

Der ganze hintere Nierenabschnitt der Ringelnatter besteht überwiegend aus Sammelröhren, deren Epithel mit dem in den gleichnamigen Röhren der Blindschleiche befindlichen identisch

ist. Während aber bei letzterer das hohe Cylinderepithel unverändert in den Harnleiter übergeht, so, dass man letzteren seinem Baue nach kaum von den grossen Sammelröhren unterscheiden kann, tritt bei der Natter im Ureter das vorbeschriebene, gänzlich anders gestaltete Epithel auf. Die secernierenden Harnkanälchen und ihre Zellenbekleidung sind sich bei beiden Tieren durchaus gleich, und findet sich in beiden das für die Blindschleiche beschriebene Pigment.

Das Harnleiterepithel der Eidechse steht ebenfalls nur in einer Schicht und besteht aus feinen, niedrigen Cylinderzellen mit hellem Protoplasma; der kleine runde Kern mit scharfgezeichneten Kernkörperchen liegt im unteren Drittel der Zelle. —

Eine vom Epithel gebildete Cuticula, wie sie für die Säuger nachgewiesen wurde, konnte ich bei den Reptilien nicht erkennen; ob eine scharfe, dunkle Linie, auf welcher ausnahmslos das Epithel steht, der optische Ausdruck für eine Cuticula ist, muss ich dahin gestellt sein lassen, da mir das beschränkte Material nicht gestattete, Macerationspräparate anzufertigen.

Bemerkenswert erscheint, dass unter den niedern Vertebraten zuerst bei den Reptilien ein Urogenitalsinus zustande kommt, indem bei Schildkröten und einigen Echsen die Ureteren und Geschlechtsausführungsgänge in den Hals der sogenannten Harnblase ausmünden; letztere entsteht durch Vorbuchtung der vorderen Kloakenwand und kommt sämtlichen Schildkröten zu. Sie ist bei diesen Tieren oft zweihörnig. Bei Ringelnatter, Blindschleiche und Eidechse mündet beim männlichen Geschlecht der Harnleiter mit dem Samenleiter seiner Seite in eine ziemlich starke Urogenitalpapille aus; beim Weibchen in die kleinere Harnleiterpapille, welche bei Lacerta agilis in die sehr weite Uterus- (Eileiter) Öffnung zu liegen kommt (Leydig) (10).

Bei der Blindschleiche liegen, wie schon angedeutet, die Harnleiter innerhalb der Kloakenwand dicht zusammen, und

werden durch eine sehr schmale Gewebsbrücke getrennt, welche der Körpermitte entspricht und stets Ganglienzellen enthält[1]).

Kloake der Reptilien. In Bezug auf die grob anatomischen Verhältnisse verweise ich auf die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie. Die Wand ist im wesentlichen aufgebaut aus einer mächtigen, glatten Muskulatur, welche eine regelmässige Anordnung nicht überall erkennen lässt, in welcher aber die ringförmige Schicht überwiegt. Jedoch finden sich bei Blindschleiche und Eidechse, bei ersterer eine — bei letzterer drei gewaltige, wohlumgrenzte Säulen längsverlaufender Muskulatur; bei Lacerta sind sie um die Kloakenöffnung herum angeordet.

Der glatten Muskulatur liegt unter gleichzeitiger Beteiligung des Bindegewebes ob, Urogenital- und Harnleiterpapillen zu bilden, und um die Eileiter- (Uterus-) Öffnungen ringförmige Züge anzulegen. Bei der Schildkröte hat die Muskulatur auch um den Harnblasenhals herum und um die Einmündung der Harnleiter in diesen eine ringförmige Anordnung. Bei den weiblichen Schlangen bildet sich an der Einmündungsstelle des Ovidukts in die Kloake bekanntlich eine ganz besonders starke Anhäufung von Muskellagen, welche ein kurzes an der Kloake sitzendes Rohr darstellen, das den Eileiter aufnimmt.

Innerhalb der Muskulatur und vorzugsweise in der Nähe des Kloakenausgangs finden sich grosse Venen und Lymphgefässe, und bei der Schildkröte grössere, mit Blut gefüllte Gewebslücken. Bei der letzteren ist das zerstreute und gruppenweise Auftreten von Lymphkörperchen in der Kloakenschleimhaut auffallend; die Einmündung der Ureteren ist dicht damit um-

---

[1]) Die Mündungen makroskopisch genau zu sehen, macht grosse Schwierigkeiten. Nach Leydig (10) enden Harn- und Samenleiter der Blindschleiche zusammen am grübchenförmigen Ende eines kleinen Längswulstes, immer aber so, „dass er im Grunde des Grübchens 2 Öffnungen zu unterscheiden glaubte."

säumt, und an einigen Stellen dringen sie bis in das Harnleiterepithel vor. Diese kleinzelligen Infiltrationen verdichten sich schliesslich zum vollkommenen lymphatischen Gewebe und zur Follikelbildung, sodass die Kloake in dieser Hinsicht (Bursa Fabricii) der des Vogels sehr nahe kommt. Bei den übrigen hier in Frage kommenden Reptilien habe ich derartiges nicht gefunden, wohl aber besitzt die Ureter-Schleimhaut des Vogels eine ähnliche Infiltration. (Taf. XIII, Fig. 5.)

Die Schleimhaut der Kloake lässt eine leichte Faltung erkennen, und bildet bei Anguis und Lacerta zahlreiche verästelte Zotten; bei der Eidechse ist andeutungsweise eine Muscularis mucosae vorhanden. Bei allen von mir untersuchten Reptilien enthält die Kloakenschleimhaut Pigment, welches vorzugsweise um die Eileiter- und Urogenitalpapillen angeordnet ist.

In allen Fällen ist das Kloakenepithel ein mehrschichtiges, niedriges Cylinderepithel, welchem jedoch Becherzellen fehlen. Die Kerne der Zellen sind länglich-oval, mit 1—2 Kernkörperchen versehen; oberhalb desselben zeigt sich das Zell-Protoplasma bei der Blindschleiche von feinkörniger, leicht getrübter Beschaffenheit.

Über die in der Kloake der Reptilien vorkommenden Geschlechts- und Talgdrüsen werde ich mich in einer besondern Abhandlung aussprechen.

## II. Anamnia.

Von ihnen kamen Land-Salamander, Frosch und Kröte, Karpfen und Zitterrochen zur Untersuchung. Unter diesen stehen sich die Amphibien und Torpedo näher, da bei ihnen der Ureter durch Spaltung des primären Urnierenganges in Ovidukt und sekundären Urnierengang entsteht, während bei den Teleostiern der primäre Urnierengang (Wolff'sche Gang) ohne weitere Umbildung selbst zum Harnleiter wird.

Die Beschreibung hat hier, wo vielfach eine ganz nahe Berührung, ja ein Ineinanderfliessen am Harn- und Geschlechtsapparat stattfindet, noch weiter auszuholen, wie bei den Reptilien. —

## Amphibien.

Die Untersuchungsergebnisse Fürbringers (12) an Salamandra maculosa haben für die Entwickelung der Exkretionsorgane und ihrer Ausführungsgänge bei allen Amphibien einen gemeinsamen Typus festgestellt. Die erste Anlage besteht aus dem Vornierengange; ein kleiner vorderer Abschnitt desselben entwickelt sich zur Vorniere, welche in der Folge wieder schwindet; der hintere grössere Abschnitt tritt in offene Verbindung mit der Kloake. Dieser wird nach Rückbildung der Vorniere und Entwickelung der (bleibenden) Urniere zum primären Urnierengange, mit welchen sich die *S*förmig gekrümmten Harnkanälchen der Urniere an ihrem lateralen Ende verbinden. Jedoch nur die zuerst gebildeten, ventral liegenden; die später dorsal von diesen in mehrfacher Reihe entstehenden Urnierenkanälchen entleeren ihr Sekret in die lateralen Abschnitte der zuerst angelegten, womit diese für alle später entstehenden Urnierenkanälchen zu Sammelröhren werden. In der ganzen Ausdehnung des lateralen Nierenrandes erfolgt nun die Einmündung dieser Sammelröhren in den primären Urnierengang.

Dieser spaltet sich im weitern Verlaufe der Enwickelung in Ovidukt und sekundären Urnierengang und zwar bei beiden Geschlechtern, wie die bei den männlichen Anuren vorhandenen rudimentären Tuben beweisen. Jedoch kommt es bei den meisten Urodelen-Männchen noch zur Abspaltung besonderer Sammelröhren (Harnleiter Fürbringers); aber es ist nicht nur der hintere Teil der Niere, welcher jene besondern Sammelgänge enthält, wie Fürbringer angiebt, sondern dieselben kommen auch aus

dem vordern Teil, wie es schon Bidder (13) in seiner Figur V sehr schön zeichnet. Auch beim Frosch sind am hinteren Ende der Niere einzelne grosse besondere Sammelgänge vorhanden. (Bidder, Fig. I.) Die Richtigkeit dieser Zeichnungen hat sich mir für Frosch und Landsalamander bewahrheitet.

Da die Urniere der männlichen Amphibien ihren vordern Teil zum Hoden und seinen Anhängen umwandelt, so muss bei diesen der sekundäre Urnierengang als Harn- und Samenleiter zugleich dienen; beim Weibchen dient er nur der Ableitung des Harns. —

Salamandra maculosa. Die vollkommen symmetrisch gelegenen Nieren dieses Tieres erstrecken sich, wie nach Spengel (14) bei allen Urodelen, durch den grösseren Teil der Leibeshöhle, ohne diese wie bei den Cöcilien ihrer ganzen Länge nach einzunehmen. Es lassen sich in allen Fällen zwei Abteilungen an ihnen unterscheiden: Die kleinere vordere Geschlechts- und die bedeutend grössere eigentliche (Ur-) Niere, welche mit ihrer Hauptmasse im Becken liegt; hierher erstrecken sich auch die oft stark entwickelten Analdrüsen des Urodelenmännchens. Im Bindegewebe des Nierenspaltes liegt ziemlich ventral die Vena cava superior; über ihr fand ich gerade wie bei der Blindschleiche ein ganz symmetrisch über der medialen Nierenfurche gelegenes abgesprengtes Konvolut von Nierenkanälchen.

Nach den Zeichnungen Bidders (Fig. 5 und 6) läuft der Harnleiter wie bei den Anuren von vorn nach hinten am lateralen Nierenrande entlang, und nimmt hierbei nach und nach die einzelnen Sammelrohre vom Nierenrande her auf. Aus Querschnittfolgen ergiebt sich, dass letztere ziemlich starken Kanäle bis weit nach hinten in den Leydig'schen Gang einmünden, sodass der freie Stamm desselben nur kurz ist; hierin ist in der That eine grosse Ähnlichkeit mit dem Verhalten derselben Organe bei den Plagiostomen gegeben. Ich möchte aber

Fürbringer (12) gegenüber betonen, dass beim Landsalamander beide Geschlechter dieselbe Einrichtung besitzen; beim Männchen finden sich am hintern Abschnitt des Leydig'schen Ganges noch besonders starke Harn-Samengänge, welche Bidder als Samenblase anspricht, und von welchen noch die Rede sein wird. Solange sie innerhalb der Kloakenwand verlaufen, haben die Sammelröhrchen eine kräftige bindegewebige Umhüllung, welche beim männlichen Tiere pigmentiert ist; weiterhin aber, im Nierengewebe selbst, verlieren sich Wand und Pigment vollständig, und sie unterscheiden sich in nichts von grossen Nierenkanälchen, sodass es auf Querschnitten nicht mehr möglich ist zu bestimmen, welches von ihnen den Ureter vorstellt.

Bis weit nach vorn sind die Sammelröhren, welche in den Harnleiterstamm einmünden, durchaus median gelegen; wirklich lateral liegt hier nur der Ovidukt, welcher von der Kloakeneinmündung aus nach vorn zuerst unter dem Ureter und mit ihm in derselben Bindegewebsscheide, weiter nach vorn lateral von ihm verläuft. (Taf. XV, Fig. 4.)

Somit verhält sich der Harnleiter des Landsalamanders wesentlich anders, als der der Anuren, welcher dauernd als einzelnes, wohlcharakterisiertes Rohr in einer Bindegewebsscheide zusammen mit der V. ren. advehens an der lateralen Wand der Niere herabläuft.

Die als Sammelröhren dienenden Urnierenkanälchen des Salamanderweibchens sind nur durch ihr grösseres Kaliber von den übrigen Nierenkanälchen zu unterscheiden, und enthalten das gleiche kubische Epithel wie diese, was ganz den entwickelungsgeschichtlichen Vorgängen entspricht; die grossen runden Kerne füllen die Epithelzellen fast aus. Auch der kurze Stamm des Ureters, welcher eine besonders differenzierte Wand nicht besitzt, ist mit eben demselben Epithel ausgekleidet, sodass hier dem Nieren-

epithel gegenüber von einem besondern Harnleiterepithel nicht gesprochen werden kann.

Die Hüllen des männlichen Harnleiters enthalten nach Spengel (14) stets Pigment, die des weiblichen nicht; das Aufhören des letzteren bezeichnet nach ihm beim Männchen häufig die Grenze zwischen Ureter und einmündenden Harnkanälchen. Wie schon Bidder (13) angiebt, erscheint der Ureter als unmittelbare Fortsetzung desjenigen Harnkanälchens, in welches er im Bogen übergeht. Auch ich habe bei meinen Untersuchungen beim weiblichen Landsalamander Pigment nicht gefunden; beim Männchen beschränkt sich dasselbe aber, wie schon bemerkt, nicht auf den Harnleiter allein, sondern es findet sich auch regelmässig in den Wänden der grossen Sammelröhren.

Wiewohl die kurzen Stämme der Ureteren bei beiden Geschlechtern nach der Kloake zu sich stark nähern, und gegen die Mittellinie des Körpers verlaufen, so findet doch nach Spengels (14) ausdrücklich auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen niemals eine Vereinigung derselben statt. Ferner geben mit Ausnahme von Martin St. Ange fast alle Beobachter an, der Harnleiter des Weibchens gehe nach Aufnahme aller Sammelröhren in den Eileiter über; auch das bekannte Handbuch der Zoologie von Claus spricht sich noch in diesem Sinne aus. Nach Spengels gründlicher Untersuchung bleibt aber die Verbindung nur eine äusserliche, er hat ausnahmslos niemals eine solche Vereinigung gefunden.

Meine auf beide Fragen gerichteten Untersuchungen haben nur die Richtigkeit der Spengel'schen Ergebnisse bestätigen können, obwohl ich gestehe, dass man selbst an Querschnittfolgen mehr als einmal in Versuchung kommt, Spengel in der letzten Frage Unrecht zu geben. Die Verschmelzung von Harn- und Eileiterwand ist an einigen Stellen so innig, dass die Lumina nur durch eine äusserst schmale, kernhaltige Bindegewebsschicht und durch das Epithel getrennt werden.

Beim männlichen Salamander münden die Harnleiter auf einer Urogenitalpapille, gegenüber dem Eingang in die Blase, welche aus einer Aussackung der ventralen Kloakenwand entsteht und bei diesem Tiere zweizipflig ist. Beim Weibchen münden sie frei in die lateralen Ecken im Fundus der Kloake.

Über das abweichende Verhalten anderer Arten muss ich auf die fundamentale Arbeit Spengels (14) verweisen.

Bidder (13) bezeichnet in seiner Figur IV von Triton taeniatus 10—18 vom äussern Rand der Niere zum Harnsamenleiter gehende starke Kanäle als Analoga der Samenblase, und führt aus, dass schon Rathke, Dufay und R. Wagner sie als solche gekannt und bezeichnet hätten. Er betont das Vorhandensein derselben Gebilde bei Salamandra maculata ♂ (in der Zeichnung Fig. V, fehlen sie): „Wie bei Triton liegt auch hier zwischen den hintern Enden der Nieren und des Ureters jenes eigentümliche, als Samenblase gedeutete System von Kanälen; die Zahl und Stärke dieser Kanäle ist hier zwar beträchtlicher, ihre Form und Verbindung aber ganz dieselbe wie bei Triton“ (fol. 40).

Es sind dieses, wie ich annehme, die vom Leydig'schen Gang sich abspaltenden besonderen Harnleiter, welche Fürbringer (12) nur den männlichen Urodelen zuspricht; sie sind insofern auch Samenleiter, als bei den Amphibien jedes Sammelrohr Harnsamenleiter ist. Aber hervorgehoben muss doch werden, dass sie ein ganz anderes Epithel besitzen, wie die Harn-Sammelgänge beim Weibchen, und diejenigen beim Männchen, welche aus dem vorderen Teile der Niere an den Leydig'schen Gang treten. Während diese sämmtlich, wie angegeben, von einem sehr niedrigen, fast kubischen Epithel ausgekleidet sind, besitzen die untern Sammelröhren (Harnleiter Fürbringers?) ein sehr hohes Cylinderepithel von grosser Regelmässigkeit, dessen kleine Kerne ganz am Boden der Zellen liegen. Die Form dieser

Kerne ist eine auffallend eckige, unregelmässige; auch lassen sich weder Nucleoli noch sonstige Strukturen erkennen. (Tafel XIV, Fig. 7.) Von der Konservierung des Materials kann dieses eigentümliche Verhalten nicht abhängen, da die Kerne des benachbarten Nierenepithels von ganz normaler Beschaffenheit sind. Vielleicht finden in dem hellen, feingekörnten Zellprotoplasma schleimige Metamorphosen statt, welche auch die Kerne vorübergehend in Mitleidenschaft ziehen.

Diese Epithelien sind denen im Harnleiter der Blindschleiche nicht unähnlich. — In der von Wiedersheim (33) reproduzierten Abbildung Spengels von Triton taeniatus sind die genannten Kanäle nicht weiter bezeichnet, werden also wohl für Harnleiter gehalten[1]).

Ich möchte mich für die Annahme Bidders entscheiden, wonach diese Gebilde mit den grossen Sammelröhren (Harnleitern Fürbringers?) nicht auf eine Stufe gestellt werden können, umsomehr, als auch bei einigen Anuren (Rana) eine ähnliche Samenblasenentwicklung beobachtet wird; die bei letzteren produzierten Schläuche stehen allerdings mit der Niere nicht in Verbindung. —

Die Zusammensetzung der Kloakenwand gleicht der der Reptilien, auf welche ich verweise; auf Querschnitten bemerkt man bei beiden Geschlechtern, beiderseits symmetrisch zum Kloakenlumen liegend, eine grosse Gruppe einfacher, flaschenförmiger Drüsen, welche mit dem Epithel der Kloake ausgekleidet, von glatten Muskeln geradezu umsponnen sind; in diesen Drüsen, sowie in den Öffnungen der Eileiter stecken beim weiblichen Tier zur Zeit der Brunst ganze Ballen von Spermatozoen — es haben die Drüsen daher wohl die Bedeutung von Receptaculis.

---

[1]) Bidder konnte an seinem schlecht konservierten Material mikroskopische Untersuchungen nicht vornehmen.

Die an Blutgefässen reiche Schleimhaut trägt auf ihren verästelten Zotten ein einfaches, niedriges Cylinderepithel, dessen oft keulenförmige Zellen einen grossen ovalen Kern mit meist zwei Kernkörperchen besitzen. — In der Nähe der Harnleiterpapille tritt Pigment auf, welches sich regelmässig verbreitet im Bindegewebe zwischen Niere und Kloake, im Septum zwischen den Eileitern und am stärksten in der Umgebung der Eileiterpapillen. Auch die Gefässhüllen enthalten Pigment. —

Anuren. Mit Ausnahme von Bombinator und Discoglossus verläuft nach Spengels (14) Untersuchungen der Harnleiter bei allen Anuren am lateralen Rand der paarigen Nieren. Da der vordere Teil desselben in das Nierenparenchym eingebettet ist, so ist er nur auf Querschnitten zu sehen. Die Lage der Niere und ihre Ausdehnung in der Bauchhöhle bestimmen, um wieviel das hintere Ende des Harnleiters bei den verschiedenen Arten die Niere überragt. Wiewohl die Ureter sich in ihrem Verlaufe durch die Leibeshöhle nach hinten bis zur Berührung nähern, so findet doch bei beiden Geschlechtern niemals eine Vereinigung der Lumina statt. Spengel (14) hat dieses Verhalten bei Rana esculenta — und temporaria festgestellt, und Lereboullet giebt an, bei Rana fänden sich hinter den spaltförmigen Öffnungen der Eileiter die zwei kleineren Mündungen der Ureteren, was den Thatsachen entspricht, wie ich auf Querschnittfolgen bestätigen konnte.

Das aus der Niere hervortretende freie Ende des Harnleiters dient bei vielen männlichen Anuren bei dessen gleichzeitiger Funktion als Samengang nicht selten als Samenreservoir, indem es sich ausbaucht und erweitert, und soll diese Erweiterung nach Spengel (14) bei Discoglossus den höchsten Grad erreichen. Es ist aber, wie ich hier bemerken möchte, eine Erweiterung des Harnleiters auch beim weiblichen Frosch vorhanden, wenn auch nicht in dem Masse, wie beim männlichen; man kann das an Querschnittfolgen schon mit blossem Auge sehen.

In der Brunst entwickelt sich beim Frosch (Rana temporaria) die aus mächtigen Drüsenschläuchen der lateralen Harnleiterwand hervorgehende Samenblase zu ausserordentlicher Grösse; ausser dieser Zeit ist sie kaum auffindbar.

Bei Bufo kommt, wie schon Rathke wusste, eine Samenblase nicht vor.

Die auch beim männlichen Geschlecht zur Entwickelung gelangenden Tuben verkümmern mit der Zeit; sie sind beim männlichen Frosch am lateralen Rande der Nieren noch deutlich als weissliche Fäden zu sehen. Bei einigen Bufo-Arten erreichen sie aber eine mächtige Entwickelung [1]). Während bis dahin sämtliche Beobachter dieselben in die Harnleiter eintreten lassen [2]), erwies Spengel an Querschnittreihen, dass die männliche Tube sich zwar an den Harnleiter ansetzt, ohne jedoch mit ihm zu kommunizieren, und kurz vor den Harnleitern in die Kloake einmündet, geradeso, wie dies ihre Homologa, die Ovidukte beim Weibchen thun. —

Der Harnleiter liegt bei den von mir untersuchten Anuren von vornherein mit den V. renales advehentes zusammen in einer ziemlich mächtigen bindegewebigen Umhüllung, welche die Form des lateralen Nierenrandes gewissermassen zum spitzwinkligen Dreieck ergänzt; er ist ferner charakterisiert durch die Einmündung zahlreicher, als Sammelröhrchen dienender Urnierenkanälchen, welche mit dem gleichen Epithel ausgekleidet sind. Solange er der Niere anliegt, ist eine eigene, besonders differenzierte Wand nicht vorhanden — das Epithelrohr scheint in einer Aussparung des umgebenden Bindegewebes zu liegen, welches aber in unregelmässiger Anordnung ziemlich zahlreiche Muskelzellen enthält. (Tafel XIV, Fig. 6.) Am freien Ureterabschnitt

[1]) Von den einheimischen Arten nach Spengel nur bei Bufo cinereus.

[2]) Auch Bidder (13) lässt sie in den Ureter münden.

beginnen die Muskelzellen häufiger aufzutreten, und gegen die Kloake hin tritt dann eine deutliche Schicht cirkulär angeordneter Muskelfasern in die Erscheinung; hier ist auch eine leichte Faltung des Epithelrohres festzustellen[1]). In der Wand des freien Harnleiterabschnittes verlaufen zahlreiche Blut- und Lymphgefässe; im hintersten Abschnitt des Krötenureters liegt die Schleimhaut desselben, solange er in der Kloakenwand verläuft, in Falten und bildet Zotten.

Dass beim Frosch vereinzelte, ganz wie der Harnleiter konstruierte grosse Sammelröhren sich vom hintern Nierenabschnitt freimachen, um sich mit jenem zu verbinden, ist schon bei Besprechung der Urodelen erwähnt worden. (conf. Bidder (13) Fig. I).

In der Harnleiterwand des weiblichen Frosches fand ich Pigment; überhaupt möchte ich hervorheben, dass die Ureterhülle der weiblichen Anuren im Gegensatze zu denen der weiblichen Urodelen Pigment enthält, wenngleich nicht in der Menge, wie die Hüllen der benachbarten grossen Gefässe. Ich habe es wenigstens bei den weiblichen Exemplaren von Frosch und Kröte nicht vermisst.

Der Harnleiter des Frosches ist, solange er am lateralen Rande der Niere verläuft mit einem niedrigen einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidet, welches kleine ovale Kerne enthält; beobachtet man das Epithel an den Einmündungsstellen von Sammelröhren, so bemerkt man, wie an dem schmalen Übergang die Zellen niedriger, in dem weiten Teile des Sammelrohres aber erheblich höher werden. (Tafel XIV, Fig. 6).

Noch auffälliger ist, dass das Epithel im freien Ureterabschnitt bis zur Kloake einen andern Charakter annimmt, indem

---

1) Doch möchte ich hervorheben, dass ich Muskelzellen im freien Ureterabschnitt von Bufo nur spärlich antraf.

es mehrschichtig und höher wird, und die Zellen eine eigentümliche fächerähnliche Form annehmen. Der Fuss der letzteren ist schmal, in Kernhöhe verbreitern sie sich nach oben hin fächerartig, und dieser obere Teil ist sehr hell. Dicht an der Propria finden sich rundliche, grosse, auffallend helle Zellen. Die kleinen ovalen Kerne sind mit 1—3 Kernkörperchen versehen. (Vergl. Tafel XIV, Fig. 3 das Epithel von Cyprinus, mit welchem das des Frosches grosse Ähnlichkeit hat). Die bedeutende Verschmälerung des Zellfusses mag in etwas bedingt sein durch eine Kompression des Epithels, wie es durch die Faltenbildung im freien Harnleiterabschnitt hervorgerufen wird.

Bei Bufo sind die Verhältnisse des Harnleiterepithels ganz dieselben wie beim Frosch. Bei beiden Tieren konnte eine Cuticula mit Sicherheit nicht festgestellt werden. —

Die mächtig entwickelte Muskulatur der Kloakenwand bildet in der Eileiterpapille und um die Mündung der Harnleiter starke, ringförmig angeordnete Züge. Neben verästelten Zotten lässt die Schleimhaut unzählige Einstülpungen und Krypten erkennen, besonders dicht gestellt in der Nähe des Kloakenausganges; sie dienen wohl als Receptacula seminis. Die Schleimhaut ist bekleidet mit einem mehrschichtigen Cylinderepithel, welches beim Frosch der Typus eines schönen secernierenden Epithels mit Becherzellen ist; letztere, oft prall mit Schleim gefüllt, stehen streckenweise dicht aneinander.

Das Kloakenepithel der Kröte weicht insofern von dem des Frosches ab, als es einschichtig ist und aus mittelhohen, regelmässigen Cylinderzellen besteht, welche im untern Dritteil einen grossen, ovalen Kern besitzen; oberhalb desselben ist das Zellprotoplasma auffallend hell, fast milchglasfarben. Becherzellen habe ich nicht gefunden. —

Nervöse Elemente bei den Amphibien. Die Armut an nervösen Elementen am Urogenitalapparat des Frosches ist gegenüber dem Reichtum an Nerven und Ganglien, wie sie sich

bei Bufo finden, ganz auffallend, auch bei weiblichen Exemplaren, welche sich bei beiden Gattungen im Stadium der Eiablage befanden. Ebenso besitzt der männliche Landsalamander an seinen Harn- und Geschlechtsorganen nur spärliche nervöse Apparate. Weder an den Nierenvenen noch in der Kloake habe ich bei Rana und Salamandra ♂ Ganglien gefunden; in den Kloakenwandungen treten einige Bündel gemischter Fasern auf.

Sehr viel grösser war der Nervenreichtum bei der weiblichen Kröte und der Salamandra ♀, und zwar ist die Verteilung der Nerven und Ganglien auch hier so, dass der weitaus grösste Teil auf die Kloake entfällt; das eigentliche Ureterrohr und seine Umgebung ist fast frei von Nerven. Grössere Gangliengruppen treten vorwiegend auf in der Nähe der den Harnleiter begleitenden Gefässe, und an den grossen Körpergefässen im Nierenspalt. Auch in der Nähe des Kloakenausgangs treten marklose Faserbündel und zahlreiche Ganglienzellen auf; es erinnert das an den Nervenreichtum in der Umgebung des Blasenausgangs bei den Säugern. Bei Salamandra kommen auch an der Nierenkapsel anliegend starke Bündel gemischter Fasern vor, und Gruppen von Ganglienzellen innerhalb der Nierenkapsel in der Nähe der Nierenvenen. Die Kerne dieser Ganglienzellen besitzen ausnahmslos zwei Kernkörperchen. —

## Plagiostomen.

Indem ich für alles Weitere auf die Untersuchungen Sempers (11) verweise, will ich für die Entwickelung des Harnleiters bei den Plagiostomen nur bemerken, dass er durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Abspaltung vom primären Urnierengange entstanden ist, wie Semper am einfachen Ureter von Acanthias-Embryonen nachweisen konnte. Das Schlussergebnis seiner entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen lautet: (fol. 327). „Es ist zur Evidenz erwiesen, dass der (fertige) Harnleiter sich nicht durch Verwachsen der einzel-

nen Segmentalharnleiter in der Längsrichtung bildet, sondern dass er dem Eileiter und Leydig'schen Gang analog durch eine Umbildung der dorsalen Wand des primären Urnierenganges und ganz ausschliesslich aus diesem entsteht. —

Demgemäss bildet sich der definitive Harnleiter der Plagiostomen nicht wie der der Reptilien aus einer Ausstülpung des Wolff'schen Ganges, sondern (wie auch die Tube) durch eine von vorne nach hinten fortschreitende Abspaltung des primären Urnierenganges, und zwar der Harnleiter dorsal, die Tube ventral. Hierdurch werden die entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse denen der Amphibien sehr ähnlich, und sind nach Fürbringer (12) nur verschieden von diesen durch Abspaltung besonderer Harnleiter vom sekundären Urnierengange. Dadurch, dass beim Männchen die vordersten Urnierenkanälchen mit dem Hoden in Verbindung treten, fungiert auch hier wie bei den Amphibien der Ureter zugleich als Harn- und Samenleiter, während er beim Weibchen lediglich Harnleiter bleibt.

Durch die Güte des Herrn Professor Merkel wurde mir möglich, drei in Alkohol gut konservierte Exemplare von Torpedo ocellata zu untersuchen. Nach Semper verhält sich dieser Fisch wie Pristiurus melanostomus — nachdem durch Vereinigung von 8—9 Kanälen, deren Zahl den Segmentalorganen entspricht, der eigentliche Harnleiter entstanden ist, mündet er direkt in den Leydig'schen Gang ein. „So entsteht jederseits von der Mittellinie ein einfacher Kanal; nach dem Durchtritt durch die Kloakenwand verschmelzen die Lumina der beiderseitigen Kanäle zu einem einfachen in der Mittellinie innerhalb der dorsalen Kloakenwand verlaufenden, sehr verschieden langen Harnleiter.“ Das Harnloch befindet sich auf der Spitze einer bald kürzern, bald längern Papille, welche von der dorsalen Wand der Kloake nach unten gerichtet in diese vorspringt, und zu deren Seiten sich die schlitzförmigen Mündungen der Eileiter befinden. (Taf. XV, Fig. 2.)

Ein Uterus masculinus, mit welchem sich sonst die Ausführungsgänge der Niere und des Hodens bei den männlichen Plagiostomen ausnahmslos vereinigen, fehlt bei Torpedo gänzlich; die Harn-Samenleiter treten vor ihrer Verbindung mit der Penishöhle zusammen, daher sich im Grunde dieser nur zwei Öffnungen finden. Während der Brunst tritt nach Semper (11) beim Rochen eine stark hervortretende Samenblase auf; von dieser ist sonst am erwachsenen Tier nichts zu entdecken.

Die dorsale Kloakenwand ist von bedeutender Stärke und wird von einer mächtigen Schicht quergestreifter Muskeln gebildet; letztere ist in zwei symmetrisch gelegene Wülste angeordnet, welche durch ein der Körpermitte entsprechendes Bindegewebsseptum verbunden sind. In diesem verläuft die Kaudalvene, und finden sich hier auch einige Bündel Nervenfasern.

Die kräftig entwickelte, aus derbem Bindegewebe zusammengesetzte Kloakenschleimhaut enthält mächtige Venen und weite Kapillaren; unter ihr verlaufen als Andeutung einer Muscularis mucosae zahlreiche Bündel glatter Muskelfasern, welche in der Urogenitalpapille ringförmige Anordnung haben, dem lateralen Rande des Eileiters ein starkes Muskelband, um dessen Öffnung herum aber eine breite Ringschicht abgeben.

Unmittelbar unter dem Kloakenepithel eine Pigmentlamelle. Das Epithel ist ein mehrschichtiges Plattenepithel, in welchem sehr grosse, blasige Kugeln von opaken Aussehen ziemlich zahlreich vorhanden sind; für Becherzellen kann ich diese Gebilde nicht halten. Dasselbe Epithel setzt sich auch in die Eileiteröffnungen fort; die schlitzförmigen, wie ein verschobenes Dreieck aussehenden Lumina der Ovidukte haben gegen den Fundus der Kloake hin auf dem Querschnitt eine gewaltige Ausdehnung, sodass sie fast den ganzen Raum zwischen Harnleiterpapille und Wand einnehmen. (Taf. XV, Fig. 2.)

Die Ureterpapille lässt auf dem Querschnitt sehr bald ein schmales Septum erkennen, welches die Höhle in zwei symmetrisch

gelegene Hälften teilt — die beginnende Teilung der Harnleiter. Die Schleimhaut derselben bildet in ihrem untern Abschnitt verästelte Zotten, und ist mit einem einschichtigen mässig hohen Cylinderepithel besetzt; die Zellen haben im untern Dritteil den langen elliptischen Kern, dessen Substanz etwas granuliert erscheint, und welcher ein Kernkörperchen nicht immer wahrnehmen lässt. Das Zellprotoplasma ist im obern Teil des Zellleibes glasartig hell, mit gelblichem Ton, der Epithelbesatz gegen das Lumen des Ureter scharflinig begrenzt.

Eine Cuticula konnte ich nicht nachweisen.

Die grossen Sammelröhren sind ganz so konstruiert, wie der Ureter; im Lumen des letzteren oft schleimige glashelle Massen.

Dem Harnleiter direkt anliegende Nerven oder Ganglienzellen habe ich beim Rochen nicht gefunden; zwischen Niere und Kloake findet sich im Bindegewebe unfern des Ureter ein grosses Ganglion, auch liegen mehrere unmittelbar der Nierenkapsel an. In der Kloake nur Bündel grauer und gemischter Fasern, keine Nervenzellen — im merkwürdigen Gegensatz zu dem Nervenreichtum mancher Reptilien und Amphibien. —

## Teleostier.

Die ältere, sehr reiche Litteratur über die Teleostier-Niere findet sich bei Rosenberg (15) angegeben; auch sind daselbst die wechselvollen anatomischen Verhältnisse der Sekretionsorgane der Knochenfische nachzusehen. Die Entwickelungsvorgänge hat Rosenberg an Hechtembryonen studiert, und ist das Ergebnis seiner Untersuchungen in Bezug auf die harnabführenden Wege folgendes:

„Die Wolff'schen Gänge (primären Urnierengänge)[1]) persistieren als Ureteren";

„Die Knochenfische besitzen keine Allantois, ihre Harn-

[1]) Anm. des Verfassers.

blase darf aus entwickelungsgeschichtlichen Gründen nicht mit dem gleichnamigen Organ der höhern Wirbeltiere verglichen werden."

Hinsichtlich der Bildung der Harnblase teilt Rosenberg (15) die Meinung Rathkes, dass das durch Vereinigung der hintern Abschnitte der Wolff'schen Gänge (Harnleiter) entstandene unpaare Stück derselben allmählich an Weite gewinnt, und sich mehr oder weniger aussackt. Diese Verschmelzung kann aber nach vorne noch über die Harnblase hinausgehen, und so ein längerer oder kürzerer unpaarer Ureter entstehen, wie denn bei allen von Hyrtl (16) untersuchten Knochenfischen (mit Ausnahme von Fistularia serrata) die hinteren Enden der Harnleiter zusammengeflossen erscheinen. Andrerseits aber kommt auch eine Spaltung der Gänge (bei Conger bis zu 13) zur Beobachtung.

Bei der Mehrzahl der Teleostier münden die Ureteren nach Hyrtls (16) Untersuchungen zwar getrennt, aber mit dicht nebeneinanderliegenden Mündungen in die Blase ein.

Über eine Differenzierung des primären Urnierenganges fehlt jede Beobachtung; eine Spaltung in Müller'schen Gang und sekundären Urnierengang ist noch nicht bekannt geworden, und es ist wahrscheinlich, dass der primäre Urnierengang seine primitiven Bildungsverhältnisse durch das ganze Leben hindurch beibehält.

„Der Ureter der Knochenfische ist demnach nichts Anderes, als ihr persistierender Urnierengang". (Rosenberg.)

Ich hatte leider nur Gelegenheit, die Sekretionsorgane von Cyprinus carpio am ausgewachsenen Tiere zu untersuchen. Während bei andern Gattungen die drei Nierenabschnitte kontinuierlich ineinander übergehen, verbindet bei Cyprinus nur der Ureter die Kopfniere mit der Bauchniere.

Die Verhältnisse des Harnleiters sind sehr einfache und gestalten sich folgendermassen: Die zwei mächtig entwickelten primären Urnierengänge, welche von vorn nach hinten fast in der ganzen Länge des Tieres vor der Wirbelsäule herabziehen, repräsentieren die Harnleiter. Die Kopfniere ist nur schwach, die Bauchnieren sind sehr kräftig entwickelt; letztere liegen aber nicht symmetrisch zueinander, sondern sind miteinander verwachsen, die Harnleiter schieben sich ebenfalls streckenweise übereinander und sind dadurch unsymmetrisch. Zwischen ihnen verläuft eine starke Vene.

Die Wand der Harnleiter besteht aus einem sehr derben Bindegewebe, und hat eigene, nicht unbedeutende Blut- und Lymphgefässe; von Muskulatur habe ich in derselben keine Spur gefunden. Die innerste, unter dem Epithel belegene Schicht enthält zerstreut Pigmentzellen.

Das einschichtige, hohe Cylinderepithel steht auf einer für sich darstellbaren Cuticula; die Zellen haben der Form nach die grösste Ähnlichkeit mit denen des Frosches und besitzen einen im untern Dritteil gelegenen, ovalen Kern, welcher teilweise ein Kernkörperchen nicht erkennen lässt, dagegen feine Körnung zeigt. Das Epithel ist zu regelmässigen Büscheln angeordnet und enthält zahlreiche echte Becherzellen; wie beim Frosch, finden sich auch hier dicht an der Propria die dort beschriebenen grossen runden Zellen, für welche ich eine Deutung nicht finden kann. Vielleicht handelt es sich um Parasiten. (Taf. XIV, Fig. 3).

Die Sammelröhren (Urnierenkanälchen) besitzen dasselbe Epithel; auch bei ihnen lässt sich eine Cuticula nachweisen. Ihre Einmündung in den Urnierengang ist leicht zu beobachten.

Ein aus hellen Bläschen gebildetes, mit Körnchen durchsetztes Sekret aus Schleim und abgestossenen Zellen bestehend liegt dem Epithel auf, und geht aus diesem hervor; die

abgestossenen Zellen haben ein stark granuliertes Protoplasma und sind kernlos. Nerven und Ganglienzellen habe ich nicht beobachtet. —

## Zusammenfassung.

Bei einer Vergleichung der vorstehend beschriebenen Untersuchungsresultate ist vor allem hervorzuheben, dass die so verschiedene entwickelungsgeschichtliche Herkunft des Harnleiters in den verschiedenen Tierklassen dessen Bau überraschend wenig beeinflusst. Es ist vielmehr die grössere oder geringere Selbständigkeit des Organs, sowie die Grösse desselben, resp. die des betr. Tieres ausschlaggebend. Nur dafür, dass der secernierende Teil der bleibenden Niere aus spezifischen Zellen, der harnleitende vom Ureter aus entsteht, giebt die Thatsache eine Illustration, dass bei niederen Wirbeltieren fast ohne Ausnahme Sammelröhren und Harnleiter von einem und demselben Bau sind.

Das Epithel ist bei allen untersuchten Tieren bis herauf zu den Säugern ein cylindrisches, mit bald höheren, bald niedrigeren Zellen. Dieselben sind bald zu schleimsecernierenden Becherzellen umgewandelt, bald zeigen sie keine solche Modifikation. Bei den Säugetieren erfolgt dann ein ganz plötzlicher Umschwung in der Epithelentwickelung, indem sie das bekannte mehrschichtige „Übergangsepithel" zeigen, welches in seiner Ausbildung so sehr konstant ist, dass es bei grossen und kleinen Tieren keine nenneswerten Schwankungen zeigt.

Die Cuticula, welche bei Säugetieren deutlich ist, kann bei niederen Wirbeltieren nicht nachgewiesen werden.

Die Propria schwankt in ihrer Ausbildung mit der Grösse des Ureterquerschnittes sehr. In allen Fällen, in welchen der Harnleiter durch das Nierengewebe zieht, kann sie sogar als wohl definierte Membran ganz fehlen. Drüsen enthält sie nirgends, da auch die Krypten des menschlichen Ureters keineswegs

als solche angesehen werden können. Lymphatisches Gewebe fehlt nicht so regelmässig, beim Huhn und der Schildkröte konnte solches nachgewiesen werden. Bei stärkerer Ausbildung der Propria zeigt sie allenthalben einen bemerkenswerten Reichtum an Gefässen.

Die Muskulatur des Harnleiters wird bei den Säugern wesentlich dargestellt durch eine Ringfaserschicht, welche aussen und innen von schwachen längs- oder unregelmässig verlaufenden Fasern begleitet wird; in einer Reihe von Fällen, aber nicht immer finden sich ungewöhnlich grosse Muskelzellen; der untere Teil des Harnleiters wird beim Huhn, den Raub- und Nagetieren von Muskelzügen begleitet, welche eine Analogie zu der von der Harnblase ausgehenden muskulösen Umscheidung des untern Ureterendes beim Menschen darstellen.

Bei den niedern Wirbeltieren verhält sich die Muskulatur der Harnleiterwand im allgemeinen so, dass sie von der Niere nach der Kloake zu allmählich an Mächtigkeit zunimmt; der vordere Teil des Ureters enthält entweder gar keine, oder doch nur spärliche muskuläre Elemente. Bei Cyprinus wurden solche in der Harnleiterwand überhaupt nicht gefunden.

Läuft der Ureter in der Niere, dann tritt die Muskulatur sehr zurück; die typischen Ringfasern treten erst an dem selbständig werdenden Organ auf.

In der Adventitia des Säugetier-Ureters finden sich elastische Spiralen. Beim Vogel ist das Bindegewebe in den obersten Schichten bandartig angeordnet, und umwickelt, sich kreuzend, den Harnleiter; beim Menschen und allen hier in Frage kommenden Säugetieren durchdringt es die Muscularis und geht unvermittelt in die Schleimhaut über. Die Arterien sind von grosser Wandstärke und verlaufen meist geschlängelt; die Venen sind von ungewöhnlicher Weite.

Bei niederen Wirbeltieren kommt eine deutliche Adventitia überhaupt nicht zur Entwickelung.

Die gangliösen Elemente für den Ureter haben ihre Lage an der Blaseninsertion desselben, am untersten und obersten Ureterende und im Nierenbecken; innerhalb der Harnleiterwand sind Nervenzellen nicht aufzufinden; bei einzelnen niederen Wirbeltieren liessen sich Gangliengruppen innerhalb der Nierenkapsel nachweisen; überwiegend finden sich die gangliösen Elemente in der Nähe der Blutgefässe.

Marklose Fasern sind überwiegend, aber auch markhaltige sind vorhanden, und zwar innerhalb des Gewebes der Ureterwand; die marklosen Fasern lassen sich nicht selten in ein Ganglion verfolgen.

Der Harnleiter wird umsponnen von einem mit Methylenblau darstellbaren feinstem Nervennetz, dessen einzelne Fäden zuweilen kernartige Anschwellungen aufweisen[1]).

Für das eigentliche Nierenparenchym sind bisher Nerven, welche analog den Nerven anderer drüsiger Organe gestellt werden können, nicht gefunden worden.

Bei der Erwägung, dass bei verschiedenen niederen Wirbeltieren der Ureter lange Strecken innerhalb des Nierengewebes verläuft und hier ein starres Rohr bildet, drängt sich die Frage auf, in welcher Art das Sekret in diesem starren, muskellosen oder muskelarmen Rohre fortgeleitet werden kann, zumal wenn der Harn, wie bei einigen Reptilien breiig oder von harter Konsistenz ist? Erleichtert wird die Fortschaffung durch den Umstand, dass das Lumen des Rohres durch die Fixation des letztern an das umliegende Nierengewebe stets in gleicher Weise weit offen steht und eine Faltenbildung innerer Wandteile hier nicht stattfindet; dann aber sind auch die Harnleiter- und Sammelrohrepithelien thatsächlich der Konsistenz des Sekretes angepasst. So besitzen Huhn, Ringelnatter und Schildkröte, wie erwähnt,

[1]) Feinste Nervenverzweigungen lassen sich innerhalb der glatten Muskulatur auch vermittelst der Goldmethode darstellen.

Becherzellen, um den Weg schlüpfriger zu machen, die Eidechsen zwar nichts von alledem, dagegen die Erleichterung, dass die Nieren über der Kloake liegen, und das breiige Sekret unmittelbar durch den weit geöffneten Ureter in diese sich entleeren kann. Wesentlich ist auch der Umstand, dass das Sekret innerhalb der Sammelröhren noch schleimig ist (es besteht bei Natter und Blindschleiche aus glashellen kleinen Bläschen) und erst später zu erhärten scheint.

Bei denjenigen Reptilien, wo der Ureter als starre Röhre eine grössere Strecke in den Nieren verläuft (Schlangen), möchte ich annehmen, dass die Körperbewegung, welche sich ja den langgestreckten Nieren um so ausgiebiger mitteilt, je weiter sie sich nach hinten erstrecken, zur Fortschaffung des Sekrets wohl mit beiträgt.

Sobald letzteres dann in den freien hintern Harnleiterabschnitt eintritt, tritt die energische Kontraktion der hier vorhandenen Ringmuskulatur in Wirksamkeit und presst das Sekret in die Kloake, deren gewaltige Muskelwände es leicht nach aussen schaffen.

Im übrigen ist zu betonen, dass die Kloakenmuskulatur die Harnleiteröffnungen häufig zwar ringförmig umgiebt, dass sie aber bei den von mir untersuchten Tieren eigentliche Schliessmuskeln nicht bildet, und somit Widerstände, wie sie bei den höhern Säugern durch die Art der Harnleiter-Insertion und durch den Inhaltsdruck der Harnblase vorhanden sind, hier nicht bestehen. —

Kloake. Keibel (18) macht in neuester Zeit darauf aufmerksam, dass man über den Begriff „Kloake" vielfach nicht einig ist, und Nagel und Hertwig darüber andere Definitionen geben, als Kölliker, Bonnet, und er selbst, indem sie nur die rein ektodermale längsovale Grube zwischen Basis des Steisshöckers bis zur Spitze des Geschlechtshöckers so nennen, während sie die hypoblastische Kloakenanlage ganz vernachlässigen. Fast

allgemein wird die Kloake aufgefasst als Erweiterung des untersten Darmendes, in welche die Ausführungsgänge der Harn- und Geschlechtsorgane sich endigen. Leydig (10) betont aber mit Recht, dass sie bei den Reptilien eine grosse Selbständigkeit zeigt und eine Bildung für sich ist, indem der Mastdarm mit besonderer, verengter Ausführung vorne in sie einmündet, und für die Papillae urogenitales hinten oben ein besonderer Raum sich ausbuchtet.

Im allgemeinen ist die Kloake bei allen von mir untersuchten niedern Wirbeltieren nach einem Typus gebaut, ähnelt aber im Aufbau ihrer Wand mehr dem Rectum als der Harnblase, wiewohl eine solche häufig als Ausbuchtung der vorderen Kloakenwand gebildet wird [1]). Eine Anzahl Reptilien besitzt eine langgestielte Harnblase, welche in Bezug auf ihren Bau mit dem der Säuger übereinstimmt, auch eine wirkliche Allantois-Blase ist. Da der Harn bei diesen Tieren eine dickbreiige, ja harte Konsistenz besitzt, und fast stets mit den Exkrementen als deren Anhang entleert wird, so ist die funktionelle Notwendigkeit der Harnblase hier nicht ohne weiteres klar [2]). Für den wässrigen Harn der Amphibien scheint sie wirklich als solche zu fungieren, obwohl die Uretermündungen ziemlich entfernt von ihr liegen.

Der Kloakenmuskulatur liegt ob, die Papillen zu bilden und ringförmige Züge um die Harn- und Eileiteröffnungen anzulegen; es kommt aber, wie bemerkt, in keinem Falle zur Bildung

---

[1]) Keibel (18) wies für das Meerschweinchen nach, dass bei diesem noch der grösste Teil der Harnblase nicht aus der vorhandenen Allantois, sondern aus der vorderen Kloakenwand entsteht.

[2]) Leydig (10) sah bei Eidechsen den kreideweissen Harn zwar auch öfters in der Harnblase, häufiger aber im Mastdarm: „gleichwie die Harnblase an sich mehr das Aussehen einer Allantois beibehält, so sammelt sich auch der kreideweisse Harn in der Kloake an, allerdings da, wo der Stiel in die Harnblase abgeht".

wirklicher Schliessmuskeln, mit Ausnahme des am Kloakenausgang belegenen. Die Urogenitalpapille der Eidechsen liegt nach Leydig, wie an Querschnitten bestätigt werden kann, nicht in, sondern hinter der Kloakenwand. Die Anordnung der gewaltigen Muskulatur dieses Organs, welches ausser den Funktionen des Mastdarmes und häufig auch der Blase bei den weiblichen Tieren noch die des Uterus übernimmt, ist eine ziemlich regellose; stets vorhanden ist eine mächtige Ringschicht, zuweilen findet man aber auch (Blindschleiche, Eidechse) in bestimmter Anordnung ganze Säulen von längsverlaufender Muskulatur.

Beachtenswert ist auch das Verhalten der Ausmündung der Harn- und Geschlechtswege in die Kloake in vergleichender Beziehung. Während der Ovidukt, bezw. Uterus stets selbständig entweder frei oder auf eigener Papille ausmündet, oft sogar eine kurze, in die Kloake mündende Vagina (Lacerta) besitzt, ist die Ausmündung des Harnleiters mit der des Samenleiters mehr oder minder gemeinsam. Wo, wie bei den Amphibien, beide Funktionen im Harnleiter vereinigt sind, ist das selbstverständlich und eine Urogenitalpapille natürlich; wo aber, wie bei den Reptilien ein Vas deferens gebildet wird, sehen wir dennoch eine gemeinsame Endigung beider Kanäle in einer Papilla urogenitalis oder in einem gemeinsamen Grübchen[1]), bis sie sich allmählich trennen, um bei einigen Echsen und Cheloniern eine Art Urogenitalsinus zu bilden, indem beide Gänge getrennt in den Hals der sog. Harnblase münden; dieses Verhalten vervollkommnet sich aufsteigend bis zur Bildung des Sinus urogenitalis der Säuger.

Falten- und Zottenbildungen der Kloakenschleimhaut haben ihre Analogie in der Mastdarm- und Blasenschleimhaut der Säuger, und sind der Ausdehnungsfähigkeit der Kloake ange-

[1]) Schon bei der Blindschleiche vermeint Leydig (10) zwei dicht zusammengerückte Öffnungen zu unterscheiden.

passt; eine Muscularis mucosae ist bei der Eidechse und beim Rochen angedeutet.

Abgesehen von Huhn und Schildkröte habe ich lymphatisches Gewebe von Bedeutung in den Kloaken der von mir untersuchten niederen Wirbeltiere nicht gefunden.

Der Reichtum gewaltiger Venen und Bluträume (Emys) in den Kloaken der niedern Wirbeltiere lässt sich vergleichen dem Plexus haemorrhoidalis oder dem Blasenplexus der höhern Säuger; auch bei diesen zeichnen sich ja die Venen jener Gebiete durch Zahl und grosse Weite aus. Bei den mit Penis versehenen männlichen Tieren (Schlangen, Eidechsen, Schildkröten) stehen sie zu den Kopulations-Vorgängen gewiss in enger Beziehung.

Wie Fellner (19) für die Knochen- und Knorpelfische entwickelungsgeschichtlich festgestellt hat, besteht die Auskleidung der Kloake aus Epithelialgebilden, welche nicht sowohl dem Ektoderm und dem Darmdrüsenblatte angehören, wie dieses seither die Annahme einer grossen Anzahl von Forschern war, sondern vielmehr teils dem Darmdrüsenblatte, und teils dem mittleren Keimblatt ihre Entstehung verdanken. Ersteres versorgt nach Fellner den ventral gelegenen Darmabschnitt, letzteres den dorsal gelegenen Urogenitalabschnitt der Kloake mit Epithelien. Diese Abschnitte stossen in einer Grenzlinie zusammen, daran kenntlich, dass die Cylinderepithelien des Darmdrüsenblattes in der ventralen Kloakenwand höher sind, als die des mittleren Keimblattes. Wie Fellner bemerkt, ist das aber nur während eines bestimmten Zeitabschnittes der Entwickelung zu sehen; ich habe bei meinen Untersuchungen die Aufmerksamkeit auch auf diesen Punkt gerichtet, aber bei den von mir untersuchten (ausgewachsenen) niederen Wirbeltieren eine solche Grenze nicht mehr festzustellen vermocht. Es müsste dieses aber möglich sein bei Tieren, welche in den harnabführenden Wegen ein von den Epithelien des Darmes verschiedenes

Epithel haben, vorausgesetzt, dass sich der Charakter des Epithels im Laufe der Entwickelung nicht ändert. Ich habe jedoch in den Fällen, wo der Harnleiter z. B. Becherzellen oder ein sehr hohes Cylinderepithel (Blindschleiche) trug, solche in der Kloake an den entsprechenden Stellen nicht gefunden. Demnach müssen bei den von mir untersuchten Tieren die Abkömmlinge des Darmdrüsenblattes wohl überwiegen, wenn sie nicht überhaupt die Kloake allein auskleiden.

Bei den Reptilien ist das Epithel der Kloake ein geschichtetes Cylinder- oder Übergangsepithel; bei den tiefer stehenden Wirbeltierklassen ist es meist einschichtig, doch möchte ich hervorheben, dass bei der Eidechse die epidermoidalen Elemente sich tief in die Kloake einstülpen.

Flimmerzellen habe ich in der Kloake des Frosches und der Salamandra maculata ebensowenig wie Leydig (20) gefunden.

## Nachweis des zur Untersuchung gekommenen Materiales.

Homo sapiens. Quer- und Flachschnittserien: 1) vom mittleren Dritteil des Ureters, 2) vom unteren Dritteil mit der Blasenmündung, 3) vom Nierenbecken.

Equus caballus. Quer- und Flachschnittserien, ebenso.

Bos taurus. Quer- und Flachschnittserien vom oberen und unteren Ureterteil mit Nierenbecken bezw. Blasenmündung. (Vom Kalb mittleres Dritteil des Harnleiters).

Ovis aries. Quer- und Flachschnittserien wie beim Rind.

Felis domestica. Der gesamte Harnapparat in einer Serie von Querschnitten.

Lepus cuniculus ebenso.

Mus decumanus ebenso.

Mus musculus einzelne Schnitte.

Vesperugo noctula. Querschnittserie des ganzen Harnapparates.

Sus scrofa einzelne Schnitte. (Schweineembryo 5 Wochen alt. Querschnittserie des ganzen Harnapparates.)

Gallus domesticus Quer- und Flachschnittserien: 1) Kloake, 2) Ureter, mittleres und unteres Drittel, 3) oberstes Ende.

Emys europaea
Tropidonotus natrix } Querschnittserien.
Anguis fragilis

Lacerta agilis. Querschnittserie des ganzen Harnapparates.

Salamandra maculosa ♀ und ♂ Querschnittserien. (Im Frühling konserviert.)

Bufo cinereus. Quer- und Längsschnittfolgen.

Rana esculenta ebenso; darunter eine Totalserie von Querschnitten des Harnapparates.

Torpedo ocellata. Querschnittserien.

Cyprinus carpio ♀ ebenso.

Ich möchte diese Arbeit nicht abschliessen, ohne Herrn Professor Merkel, welcher mir in liebenswürdigster Weise die Mittel des Instituts zur Verfügung stellte und mich in jeder Beziehung mit Rat und That unterstützte, meinen wärmsten Dank abgestattet zu haben.

Disselhorst.

# Litteratur-Verzeichnis.


1. Engelmann: Zur Physiologie der Ureter. (Pflügers Archiv, Bd. 2 Heft 4—5, 1869).
2. Obersteiner: Die Harnblase und die Ureter. (Strickers Handbuch der Gewebelehre, Bd. I, fol. 521.)
3. Egli: Über die Drüsen des Nierenbeckens. (Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 9, 1873.)
4. Alexander Dogiel: Zur Kenntnis der Nerven der Ureteren. (Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 15, 1878.)
5. Hamburger: Zur Histologie des Nierenbeckens und des Harnleiters. (Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 17, 1879.)
6. Rudolf Maier: Die Ganglien in den harnabführenden Organen des Menschen und einiger Tiere. (Virchows Archiv, Bd. 85, Heft I, 1881.)
7. Greig Smith: Journal of Anatomie and Physiologie. Bd. XXII.
8. A. J. Zamschin: Beobacht. über die Funktion der Ureteren b. Menschen. (Fortschr. der Anatomie u. Physiol., Bd. 36, 1887.)
9. Braun: Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. (Arb. a. d. zoolog.-zootom. Institut zu Würzburg, Bd. 4, Heft 2, 1877.)
10. Leydig: Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1883.
11. Semper: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbeltiere. (Arb. a. d. zoolog.-zootom. Institut zu Würzburg, Bd. II, Heft 3 u. 4, 1875.)
12. M. Fürbringer: Zur vergl. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte der Vertebraten. (Morph. Jahrbücher, Bd. 4, 1878.)
13. Bidder: Über die männlichen Geschlechts- und Harnorgane der nackten Amphibien. Dorpat 1846.
14. Spengel: Das Urogenitalsystem der Amphibien. (Arb. a. d. zoolog -zootom Institut zu Würzburg, Bd. III, 1876.)
15. A. Rosenberg: Untersuch. über die Entwickelung der Teleostierniere. Dorpat 1867.
16. J. Hyrtl: Das uropoetische System der Knochenfische. (Denkschrift der kaiserl. Akademie d. Wissenschaften; math.-naturw. Klasse, Bd. 2, Abteilung I, Wien 1851.)
17. Gegenbauer: Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1878.

18. F. Keibel: Über die Harnblase und Allantois des Meerschweinchens. Anat. Anzeiger, Jahrg. 8, Nr. 17, 1893.
19. Fellner: Beitrag zur Lehre von der Entwickelung der Kloake. (Sitzungsbericht d. kaiserl. Akademie d. Wissenschaften, Heft 1—5, Wien 1875.)
20. Leydig: Anatomisch-histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
21. Unruh: Über Blutungen in Nierenbecken und Ureteren bei Pocken. (Archiv für Heilkunde, Heft 5, 1872.)
22. v. Brunn: Über drüsenähnliche Bildungen in der Schleimhaut des Nierenbeckens, des Ureter und der Harnblase beim Menschen. (Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. XXXVI.)
23. Chiari: Über das Vorkommen lymphatischen Gewebes in der Schleimhaut des harnleitenden Apparates des Menschen. (Medizinische Jahrbücher, Bd. 10, 1881.)
24. W. Wolff: Die Innervation der glatten Muskulatur. (Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 20, 1882.)
25. Niemak: „Maculae und Cristae acusticae nach Ehrlichs Methylenblaumethode. Anatomische Hefte v. Fr. Merkel und R. Bonnet. Abteil. I, 1892.)
26. M. Löwit: Die Nerven der glatten Muskulatur. (Berichte der kaiserl. Akademie zu Wien, Bd. 71, Abteil. 3, 1875.)
27. Retzius: Biologische Arbeiten, Neue Folge III.
28. Alexander Lustig: Über die Nervenendigung in der glatten Muskelfaser. (Berichte der kaiserl. Akademie zu Wien 1881, Bd. 83, Abteil. III.)
29. Waldeyer: Über die Endigungsweise der sensiblen Nerven. Nach Untersuchungen Dr. v. Izquierdos mitgeteilt. (Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 17, 1880.)
30. Ludwig: Niere. (Strickers Handbuch der Gewebelehre.)
31. J. Hyrtl: Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische. (Denkschrift der Wiener Akademie der Wissenschaften, I, 1850.)
32. J. Brock: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. (Morpholog. Jahrbücher 1878.)
33. Wiedersheim: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1886.
34. Tiedemann: Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Bd. 1. Heidelberg 1810.
35. Schreiber: Herpetologia europaea. 1875.
36. Toldt: Lehrbuch der Gewebelehre, II. Auflage 1884.
37. G. B. Bianchi-Mariotti: Recerche sull' istologia normale dell' uretere. (atti e Rendiconti della Acad. Medico-Chirurgia di Perugia, Volume IV 1892[1]).)

Die Arbeit von Manz: „Über die Nervenausbreitung im Ureter der Vögel, 1860“ ist mir nicht zugänglich gewesen.

1) Nicht Vol. V, wie irrtümlich im Anatom. Anzeiger Nr. 18 angegeben ist.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel XIII.

Fig. 1. Ausschnitt aus der Wand des menschlichen Ureter im untern Dritteil. Vergr. 70.

*Ggl* = Ganglion; *V* = Venen; *L* = Lumen; *Ep* = Epithel; *Msc* = Musculatur; *Bndgw* = intermusk. Bindegewebe.

Fig. 2. Abschnitt aus der Wand des Katzenureter in Höhe der Blaseninsertion. Vergr. 105.

*Ggl* = Ganglion; *Nrv* = Nervenstämme; *Nrv m. Ggl* = Nervenstamm mit Ganglienzellen; *Mkl* = Muskulatur.

Fig. 3. Querschnitt aus dem Nierenbecken des Menschen. Vergr. 264.

*Cp* = Capillaren; *Ep* = Epithel.

Fig. 4. Abschnitt aus dem Ureterepithel des Pferdes. Vergr. 360.

*Spdlz* = vermeintliche Spindel(Bindegewebs)zellen.

Fig. 5. Epithel aus dem Ureter des Huhnes. Vergr. 360.

*Infiltr* = Infiltration der Schleimhaut mit Rundzellen. (Dieselben haben hier etwas unregelmässige Form.)

## Tafel XIV.

Fig. 1. Ureter des Kaninchens mit Nervennetz. Methylenblaupräparate Vergr. 60. (Der Ureter ist nur in seinen Seitenkonturen angedeutet.)

Fig. 2. Macerationspräparat vom menschlichen Leichenureter. Vergr. 264.

*Muc* = Schleimhaut, welche eine Struktur nicht mehr erkennen lässt *Bslm* = Basalmembran.

Fig. 3. Abschnitt aus dem Epithel des Urnierenganges (Ureter) von Cyprinus carpio. Vergr. 260.

(Die bindegewebige Wand enthält keine Muskeln.)

Fig. 4. Längsschnitt vom Ureter v. Gallus domesticus. Vergr. 105.

*Musc* = Muskelzüge, dicht unter der Propria verlaufend. Man sieht de papillenartigen Zotten der Schleimhaut, welche Querfalten entsprechen.

Fig. 5. Querschnitt durch die Niere von Lacerta agilis ♀. Vergr. 60.

*U* = Ureter; *Smlr, S* = Sammelröhren, Sammelröhrenquerschnitte; *N* = Nierengewebe.

Fig. 6. Harnsamenleiter und Sammelröhrchen von Rana temporaria ♂. Vergr. 264.

*U* = Harnsamenleiter; *Sr* = Sammelröhrchen; *V adv* = Vena advehens; *Musc* = glatte Muskulatur. (Bei Ep. sieht man das höhere Epithel im Anfangsteile des Sammelröhrchens.)

Fig. 7. Querschnitt von einem Sammelrohre (Harnleiter Fürbringers) und dem hintern Nierenabschnitte von Salamandra maculata ♂. Vergr. 264.

Fig. 8. Harnleiterepithel vom Rind; Deckzellen.

## Tafel XV.

Fig. 1. Querschnitt durch die Nieren von Anguis fragilis ♂. Vergr. 60.

*U* = Ureter; *V d* = Vas deferens; *Pgmtl* = Pigmentlamelle; *Smlr* = Sammelröhrchen, welche gebaut sind, wie der Ureter und dasselbe Epithel tragen; *V* = Nierenvene; *Nkl* = secernierende Nierenkanälchen.

Fig. 2. Querschnitt durch die Kloake von Torpedo ocellata ♀. Vergr. 24.

*O* = Oviduct; *Illp* = die quergetroffene Harnleiterpapille mit den beiden Ureterenfängen; *Klw* = Kloakenwand.

Fig. 3. Abschnitt aus dem Harnleiter von Emys europaea ♀. Vergr. 264.

*Msc* = glatte Muskulatur in der Wand; geschichtetes Epithel.

Fig. 4. Querschnitt durch die Niere von Salamandra maculata ♀. Vergr. 60.

*O* = Ovidukt; *U* = Ureter; *N* = Nierengewebe.

Fig. 5. Querschnitt durch den Harnleiter von Tropidonotus natrix ♂. Vergr. 264.

*U* = Ureter; *Musc* = glatte Muskulatur der Wand; *V ad* = Vena advehens; *Bnd* = verbindendes Bindegewebe.

Aus dem anatomischen Institut in Leiden.

# DIE PERSISTENZ DER SYNCHONDROSIS CONDYLO-SQUAMOSA AM HINTERHAUPTBEINE DES MENSCHEN UND DER SÄUGETIERE

VON

**PROF. T. ZAAIJER,**

IN LEIDEN.

*Mit 13 Abbildungen auf Tafel XVI–XVIII.*

## I.

Es ist wohl kein Teil des menschlichen Skelettes, der so viele Anomalien und Hemmungen in der Entwickelung zeigt und infolgedessen so wiederholt und mit so grosser Sorgfalt untersucht worden ist als das Hinterhauptbein. In jüngerer Zeit ist eine ganze Reihe von Arbeiten erschienen, deren Autoren es sich zur Aufgabe stellten, einesteils einige noch nicht vollkommen aufgeklärte Punkte in der Genese des Hinterhauptbeines zur Klarheit zu bringen, andernteils die beobachteten Abweichungen auf genetischem und vergleichend-anatomischem Wege zu erklären. Ich nenne hier nur die Namen von Romiti[1]), Lucy[2]) und Hermann Stieda[3]), welche, jeder auf dem von ihm bearbeiteten Gebiete, zur Vermehrung unserer Kenntnis auf sehr verdienstvolle Weise beigetragen haben

Es mag also wohl auffällig erscheinen, dass bis jetzt, so weit mir bekannt, niemand mehr speziell auf die unvollständige Obliteration der Synchondrosis condylo-squamosa am erwachsenen Menschenschädel die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Ich möchte nämlich die Knorpelfuge zwischen der Pars condyloidea (Os occipitale laterale, exoccipitale) und der Schuppe (Squama, Os

---

1) G. Romiti, Lo sviluppo e le varietà dell' osso occipitale nell' uomo, Siena, 1881.

2) Paul Lucy, Les anomalies de l'occipital, expliquées par l'anatomie comparée et le développement. Thèse, présentée à la faculté de médecine et de pharmacie de Lyon, 1890.

3) Hermann Stieda, Die Anomalien der menschlichen Hinterhauptsschuppe, Anatomische Hefte, Bd. II, 1892, S. 61.

supra-occipitale, occipitale superius) mit dem Namen einer Synchondrosis condylo-squamosa bezeichnen.

Mein ehemaliger Schüler, Dr. W. Dominicus, war meines Wissens der erste, welcher die obenerwähnte, zwar ziemlich seltene Anomalie des Hinterhauptbeines im Jahre 1878 in seiner Inaugural-Dissertation[1]) als Sutura condylo-squamosa persistens beschrieben und abgebildet hat; indessen ziehe ich den oben vorgeschlagenen Namen einer Synchondrosis condylo-squamosa dem von Dominicus gewählten vor.

Es möge gestattet sein, folgendes über die Arbeit des Herrn Dominicus mitzuteilen. Er untersuchte etwa 800 Schädel aus der hiesigen anatomischen Sammlung mit dem Zwecke, an diesem Material die Verhältnisse des Os Incae, welche auch von ihm beschrieben wurden[2]), zu erforschen. Dabei fand er an einigen erwachsenen Schädeln eine kleine Naht, welche etwa von der Mitte der Sutura masto-occipitalis (Additamentum) mit geringen Schlängelungen medianwärts verlief, ohne jedoch die Medianebene zu erreichen. Eine Bemerkung Virchows[3]), die sich auf eine Abbildung Jacquarts[4]) bezog, veranlasste Dominicus zu einer näheren Untersuchung. Diese Abbildung giebt die Hinterfläche des Schädels eines 45—50jährigen Aïta oder Negrito (von Manilla) mit einem Os Incae von grossem Umfang und darüber schrieb Virchow folgendes: „Die Zeichnung kann wohl nicht korrekt sein, da man sonst annehmen müsste, dass die Sutura transversa nicht auf die Seitenfontanelle, sondern auf

[1]) W. Dominicus, Ontleedkundige aanteekeningen betreffende het achterhoofdsbeen, Akademisch Proefschrift, Leiden, 1878, S. 27 u. folg.

[2]) l. c. S. 9 bis 26.

[3]) R. Virchow, Über einige Merkmale niederer Menschenrassen am Schädel, Berlin 1875, S. 92.

[4]) Jacquart, La valeur de l'os épactal, in: Journal de l'anatomie et de la physiologie normales de l'homme et des animaux, publié par Charles Robin, 2. Année, 1865, S. 249. Taf. XXV, Fig. 4.

die Sutura masto-occipitalis (Additamentum) stosse, wofür sonst keine Beispiele vorliegen.“ Dominicus erkannte nun bald, dass die neue, von ihm gefundene Naht nicht etwa eine nach unten versetzte Sutura transversa sei, sondern dass sie als der laterale, offen gebliebene Teil der Synchondrosis condylo-squamosa aufzufassen sei. Die Anomalie fand sich in verschiedenen Entwickelungsstufen an 13 Schädeln vor und zwar am deutlichsten an demjenigen eines 20—25jährigen Mannes von Surakarta (Java), welcher unten als Schädel VIII beschrieben ist. Überdies war die Stelle der Naht an einer relativ grossen Anzahl der Schädel angedeutet. Dominicus erwähnte aber nur diejenigen Fälle, in welchen über die wirkliche Persistenz der Naht kein Zweifel möglich war. Am Schlusse seiner Arbeit teilt er noch mit, dass die Synchondrosis condylo-squamosa an 20 untersuchten Kinderschädeln sehr bedeutende individuelle Variationen darbiete und dass bald der laterale, bald der mediale Teil am ersten obliteriere.

---

Der nicht uninteressante Fund von Dominicus blieb, wie es öfters geschieht, in seiner Dissertation begraben, und von den späteren Forschern hat niemand die Persistenz der Synchondrosis condylo-squamosa erwähnt, mit Ausnahme von Romiti[1]), der von einer abnormen Naht spricht, welche sich bisweilen in der Form einer Fissur zeigt und vom unteren lateralen Rande des Knochens aus im Niveau des Hinterrandes des grossen Hinterhauptloches, horizontal über den Ersteren verläuft. Er fand die Naht nur an einem Schädel eines Knaben und ein einziges Mal, in einer Länge von 13 mm, am Schädel eines 30jährigen Mannes.

Romiti hat nun, ohne Zweifel, dieselbe Abweichung, um welche es sich hier handelt, beschrieben, ohne die Arbeit von Dominicus zu kennen. Es scheint aber nicht gewagt, anzu-

[1]) l. c. S. 16.

nehmen, dass die Anomalie bis jetzt der Aufmerksamkeit anderer entgangen ist.

Meine Absicht, den Fund von Dominicus in weiterem Kreise bekannt zu machen, blieb bis jetzt durch allerlei Umstände unausgeführt. Als ich aber im vorigen Winter, beim Katalogisieren unserer anthropologischen Sammlung, auf ein sehr schönes Exemplar von teilweise offener Synchondrosis condylo-squamosa stiess, entschloss ich mich, diese Anomalie einer näheren Prüfung zu unterziehen.

---

Erstens werde ich nun die Mitteilungen anderer Autoren über die postembryonale Entwickelung des Hinterhauptbeines kurz referieren, um hernach die Resultate meiner eigenen Untersuchung mitzuteilen. Selbstverständlich wird hierbei der Zeitpunkt der normalen Verwachsung der Synchondrosis condylo-squamosa und zugleich derjenige der Synchondrosis condylo-basilaris, welchen Namen ich der Knorpelfuge zwischen der Pars basilaris (Os basi-occipitale) und den Partes condyloideae beilege, besonders ins Auge gefasst werden.

Über die Anzahl der Knochenkerne, aus denen die Schuppe des Hinterhauptbeines sich entwickeln soll, ist man bis jetzt noch nicht zur völligen Übereinstimmung gelangt. Wir können aber diese Frage und diejenige über die ganze embryonale Entwickelung des Knochens unberührt lassen. Es genügt hier, daran zu erinnern, dass das normale Hinterhauptbein bei der Geburt aus den genannten vier Teilen zusammengesetzt ist.

Wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, sind die Ansichten über den Zeitpunkt der Verwachsung der Bogenstücke mit der Schuppe und mit dem Grundteile in hohem Grade verschieden. Der Kürze wegen werde ich hier die Obliteration der Synchondrosis condylo-squamosa mit I und diejenige der Synchondrosis condylo-basilaris mit II andeuten.

Bei Hildebrandt-Weber[1]) findet man nur: „dass die knorplige Masse, welche die vier Stücke des Hinterhauptbeines verbindet, nach der Geburt mit zunehmender Verknöcherung mehr und mehr abnimmt, so dass schon wenige Monate nach der Geburt die knorpeligen Verbindungen sehr schmal sind. Doch währt es lange, ehe die vier Knochenstücke völlig in einen Knochen verwachsen und gemeiniglich bleiben bis gegen das Ende des Wachstums Anlagen als Spuren der knorpligen Verbindungen über."

Henle[2]) giebt an, dass I im zweiten bis vierten Jahre, II ein bis zwei Jahre später zustande kommt.

Etwas ausführlichere Mitteilungen finden sich bei Virchow[3]). I fängt nach ihm gewöhnlich schon im ersten Lebensjahre an der lateralen Seite an; der mediale, beim Manubrium squamae (Ossiculum Kerkringii) liegende Teil bleibt bis zu drei Jahre offen. Virchow sah die Trennung zwischen den Bogenstücken und der Schuppe bei einem zweijährigen Kinde noch ganz erhalten. Die Knorpelstreifen zwischen dem Körper und den Bogenstücken fanden sich noch bei dreijährigen Kindern ganz durchlaufend; dann verwachsen die Knochen von dem Umfange des Hinterhauptloches aus, so dass sie noch einige Zeit lang (bei 4½- und 6jährigen Kindern) nach oben und aussen hin getrennt bleiben.

Die englischen Forscher geben folgendes:

Humphry[4]), I etwa das vierte Jahr; II etwa das fünfte Jahr;

---

1) Hildebrandt-Weber, Handbuch der Anatomie des Menschen, Braunschweig, 1830, 4. Aufl. Bd. II, S. 66.

2) J. Henle, Handbuch der Knochenlehre, Braunschweig, 1855, S. 97.

3) R. Virchow, Untersuchungen über die Entwickelung des Schädelgrundes im gesunden und krankhaften Zustande und über den Einfluss derselben auf Schädelform, Gesichtsbildung und Gehirnbau, Berlin, 1857, S. 13.

4) G. M. Humphry, A treatise on the human skeleton (including the joints), Cambridge, 1858, S. 239.

Parker und Bettany[1]), I zwischen dem zweiten und vierten Jahre; II vom fünften bis zum sechsten Jahre;

Macalister[2]), I vier Jahre; II $5^1/_2$ Jahre;

Gray (Pickering Pick)[3]), I etwa vier Jahre; II ungefähr im sechsten Jahre.

Mein Freund Welcker[4]) hat mit bekannter Akkuratesse die Zeitordnung, nach welcher die am wachsenden Schädel normal eintretenden Obliterationen sich einstellen, an 28 Kinderschädeln von verschiedenem Alter (9—10 Monate bis 9—10 Jahre) zu bestimmen gesucht, und kam zu den folgenden Resultaten: I im 1.—2. Jahre; II im 6.—8. Jahre. Er erwähnt weiter als eine seltene Ausnahme, dass hie und da bis zum 6.—7. Jahre (und dann wohl auch bis in spätere Zeit?) jede Spur von Obliteration der in Rede stehenden Fuge fehle; das Letztere fand er einmal unter 25 Schädeln 6—8jähriger Kinder, und zwar an einem höchstwahrscheinlich schon früher von Meckel[5]) beschriebenen Präparate.

Ich komme jetzt zu den Mitteilungen der französischen Anatomen:

Rambaud und Renault[6]) bilden das Hinterhauptbein eines 10jährigen Kindes ab, an welchem die medialen Teile der Syn-

[1]) Parker und Bettany, Die Morphologie des Schädels. Deutsche autorisierte Ausgabe von D. B. Vetter, Stuttgart, 1879, S. 302.

[2]) A. Macalister, A textbook of human anatomy: systematic and topographical, London, 1889. S. 216.

[3]) H. Gray, Anatomy descriptive and surgical. Twelfth edition, edited by F. Pickering Pick, London, 1890, S. 137.

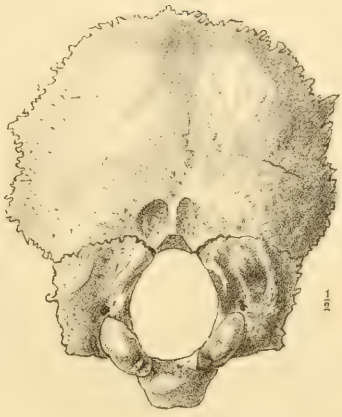
[4]) H. Welcker, Untersuchungen über Wachstum und Bau des menschlichen Schädels, I. Teil, Leipzig, 1862, S. 85 u. 86.

[5]) J. F. Meckel, Handbuch der menschlichen Anatomie, Halle und Berlin, 1816, Bd. II, S. 101.

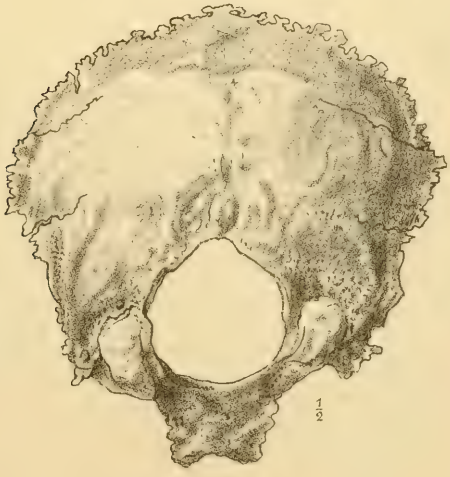
[6]) A. Rambaud et Ch. Renault, Origine et développement des os, accompagné d'un grand atlas in 4° de 28 planches, Paris, 1864, S. 105, Taf. VII, Fig. 8.

1.

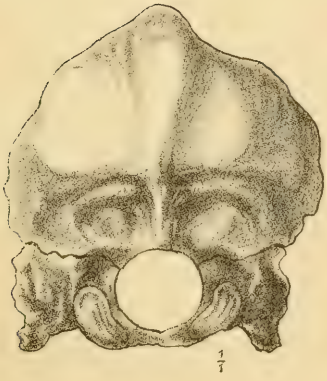
2.



3.



4.



chondroses condylo-squamosae (rechts 11, links 13 mm lang) noch offen sind; II kommt noch später zustande.

Sappey[1]), I im Laufe des zweiten Lebensjahres; die Verwachsung schreitet von aussen nach innen fort; die Verschmelzung der oberen mit der unteren Hinterhauptsschuppe findet gerade in umgekehrter Richtung statt; II im Alter von 7 Jahren und zwar von oben nach unten, weshalb die Obliteration an der Cerebralseite viel früher beendet ist als diejenige an der Oberfläche der Condyli.

Beaunis und Bouchard[2]), I fängt im ersten oder zweiten Jahre an, II im dritten Jahre. Im fünften oder sechsten Lebensjahre besteht das Hinterhauptbein aus einem Stücke.

Testut[3]), I im Laufe des zweiten Jahres, II im dritten oder vierten Jahre.

Nun folgen noch einige Angaben anderer, in chronologischer Ordnung:

Aeby[4]), I im ersten bis zweiten Jahre, II ungefähr im siebenten Jahre.

Kölliker[5]), I im ersten oder zweiten Jahre, II im dritten und vierten Jahre und zwar vom Foramen magnum aus, so dass im fünften oder sechsten Jahre alle Teile des Hinterhauptbeines zu einem Knochen verschmolzen sind.

Romiti[6]), I fängt im zweiten Lebensjahre an, schreitet aber langsam fort; bisweilen ist sie im sechsten Jahre noch nicht vollendet und finden sich im zehnten Jahre noch Nahtspuren

1) Ph. C. Sappey, Traité d'anatomie déscriptive, T. I. Paris, 1867, S. 133.

2) H. Beaunis et A. Bouchard, Nouveaux éléments d'anatomie déscriptive et d'embryologie, Paris, 1868, S. 968.

3) L. Testut, Traité d'anatomie humaine, Paris, 1839, T. I, S. 120.

4) Chr. Aeby, Der Bau des menschlichen Körpers, Leipzig 1871, S. 186.

5) A. Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere, II. Aufl., Leipzig 1879, S. 450.

6) l. c. S. 13.

als Knorpelstreifen vor; II beginnt im dritten Jahre, ist aber erst im siebenten Jahre, bisweilen noch später, vollkommen.

van Braam Houckgeest[1]), I im ersten oder zweiten Jahre, II im dritten oder vierten Jahre.

Oskar Hertwig[2]), I im ersten Jahre, II im dritten bis vierten Jahre.

Ich konnte selbst im ganzen 61 Kinderschädel verschiedenen Alters untersuchen; sie gehören zum Teil (27) einer sehr schönen Serie natürlicher Kinderskelette, früher aus der Sammlung des verstorbenen Groninger Professors Hendriksz erworben, an. Leider war an diesen Skeletten über das Verhalten der Synchondrosis condylo-basilaris nichts zu erforschen. Acht andere Schädel stammen aus der teratologischen Abteilung des Museums (5 mit verschiedenen Formen von Palatum fissum, 2 mit besonderen Naht- und Fontanellknochen, 1 eines unausgetragenen, etwa achtmonatlichen Kindes ohne Stirnfontanelle); die übrigen sind Manualpräparate.

Für die Untersuchung der Synchondrosis condylo-squamosa waren die genannten Schädel alle zu verwenden. An 8 unausgetragenen Schädeln (alle aus den letzten zwei Schwangerschaftsmonaten) und an 18 Schädeln ausgetragener Kinder, welche entweder totgeboren oder kurz nach der Geburt gestorben waren, fand sich die Synchondrose stets, und meistens ziemlich breit, vor. Der jüngste der restierenden 35 Schädel stammte von einem Kinde von sechs Wochen, der älteste von einem 15jährigen Knaben. Wo das Alter nicht bekannt war, wurde dasselbe möglichst genau taxiert.

Der jüngste Schädel, an welchem sich schon deutlich Spuren

[1]) J. P. van Braam Houckgeest, Handboek van de stelselmatig beschrijvende Ontleedkunde van den mensch, Dl. I, Leiden, 1886, S. 113.

[2]) Oskar Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, 4. Aufl., Jena, 1893, S. 549.

von Obliteration zeigten, war von einem fünfmonatlichen Kinde abkünftig; hier war an der linken Seite das mittlere Drittel schon verwachsen. Dagegen sah ich einen Fall sehr späten Offenbleibens der rechten Synchondrose bei einem 6jährigen Kinde, während links an dem lateralen Ende nur eine Spur der Knorpelfuge von 10 mm übrig geblieben war. Zwischen diesen beiden Extremen liegen nun 20 Schädel, welche in der Obliteration der in Rede stehenden Synchondrose eine nur sehr geringe Regelmässigkeit zeigten.

Die vollkommene, beiderseitige Verwachsung fand sich am frühesten an einem 2jährigen Schädel mit deutlich hydrocephalischer Form vor. Im dritten Lebensjahre pflegen nur noch geringe Teile der Fuge, meistens an dem lateralen Ende, offen zu sein; ein einziges mal sah ich an einem reichlich 2jährigen Schädel an dem lateralen Ende der Synchondrose nur Spuren übrig, während am Hinterhauptloch noch Teile von 6 mm Länge offen geblieben waren. Mit Ausnahme des hier oben erwähnten sah ich an den 6jährigen Schädeln, und zwar nicht einmal an allen, nur noch Spuren (lateral) der Synchondrose. An den acht älteren Schädeln (7—15 Jahre) waren auch diese Spuren verschwunden.

An einzelnen erwachsenen Schädeln mit partieller Persistenz der Synchondrosis condylo-squamosa hat sich bei der Untersuchung ergeben, dass der offengebliebene Teil an der Cerebralfläche gewöhnlich kürzer ist an der Aussenfläche. Hieraus wäre also zu schliessen, dass die Verwachsung dieser Synchondrose, gleich derjenigen der Schädelnähte, und, wie später erörtert werden soll, auch diejenige der Synchondrosis condylo-basilaris, von der Cerebralfläche ausgeht.

34 Schädel standen mir ferner für die Untersuchung der Synchondrosis condylo-basilaris zur Verfügung; 8 derselben waren unausgetragener Kinder aus den letzten zwei Schwangerschaftsmonaten, 7 solche ausgetragener, entweder totgeborener oder

kurz nach der Geburt gestorbener Individuen. An allen diesen 15 Schädeln fand sich die Fuge in normaler Entwickelung vor. Ebenso an 11 anderen Schädeln von Kindern von 6 Wochen bis 2½ Jahren.

Der jüngste Schädel, an dem sich an der Gehirnfläche, und zwar links, eine beginnende Obliteration zeigte, während an der rechten Seite die Synchondrose noch vollständig offen war, hatte einem 3jährigen Knaben zugehört. Der älteste Schädel dagegen, an dem die beiden Synchondrosen noch keine Spur der Obliteration zeigten, war von einem 3- bis 4jährigen Kinde. Die beiden Synchondrosen fand ich am frühesten am Schädel eines 7jährigen Kindes vollständig verwachsen. Ein Schädel von 7—8 Jahren zeigte die Fuge an der Cerebralfläche geschlossen und an der Basilarfläche noch hie und da offen; an einem anderen Schädel von demselben Lebensalter war der Verwachsungsprozess an beiden Seiten vollständig beendet. An den drei übrigen Schädeln (5—7 Jahre) fand ich die Synchondrosen in verschiedenen Stadien der Obliteration, jedoch die letztere an der Cerebralfläche stets weiter fortgeschritten als an der Aussenseite.

---

Für die Zeit der Obliteration der Synchondrosis condylosquamosa (I) ist nun aus den Mitteilungen Anderer und aus meinen eigenen Untersuchungen folgendes zu resumieren.

Wir haben nun zuerst die oben erwähnte Beobachtung Rambauds und Renaults, wo die medialen Teile der Knorpelfuge am Hinterhauptbeine eines etwa 10jährigen Kindes als noch offen abgebildet und beschrieben werden, als einen seltenen Ausnahmsfall zu eliminieren. Denn alle Beobachter stimmen darin überein, dass die in Rede stehende Synchondrose in normalen Fällen schon lange vor dem zehnten Jahre obliteriert sei; überdies hat eine von mir besonders hiefür angestellte Durchmusterung von nahezu 900 erwachsenen Schädeln als Resultat ergeben, dass

in denjenigen Fällen, in welchen diese Fuge persistiert, die Anomalie ohne Ausnahme an dem lateralen Ende vorgefunden wird. Ich kann also den Angaben Rambauds und Renaults[1]) nicht beistimmen und muss auch den positiven Ausspruch Sappeys[2]): „leur soudure (d. h. die Verwachsung zwischen der unteren Schuppe des Hinterhauptbeines und den Partes condyloideae) se fait de dehors en dedans contrairement à celle des deux premiers (Unter- und Oberschuppe), qui a lieu de dedans en dehors", als unrichtig erklären. Auf unserer Tafel XVI, Fig. 3, ist ein nahezu erwachsenes Hinterhauptbein abgebildet, welches an den lateralen Enden sowohl der Sutura transversa als der Synchondrosis condylo-squamosa offene Reste zeigt.

Die anderen Autoren, mit Ausnahme der Engländer, setzen den Anfang wenigstens von I in das erste oder zweite Jahr und die meisten sind der Ansicht, dass die Knorpelfuge am Ende des zweiten Lebensjahres obliteriert sei. Dabei zeigen sich jedoch viele individuelle Schwankungen; dies wird schon von Dominicus[3]) erwähnt und es ergiebt sich auch aus einer bezüglichen Tabelle Welckers[4]), der z. B. am Schädel eines einjährigen Kindes die Synchondrosis condylo-squamosa (Welcker nennt sie Synchondrosis interoccipitalis posterior, während er unserer Synchondrosis condylo-basilaris den Namen Synchondrosis interoccipitalis anterior beigelegt hat) obliteriert fand, mit kleinen offenen Resten am Foramen occipitale; an den Schädeln eines 4½jährigen und eines 6½jährigen Kindes dagegen war die Fuge beiderseits noch vollständig offen.

Die englischen Forscher (Humphry, Parker und Bettany, Macalister, Gray) setzen alle I später, und zwar ins vierte Lebensjahr, was, meiner Ansicht nach, nicht richtig ist.

1) l. c. S. 105.
2) l. c. S. 133.
3) l. c. S. 30.
4) l. c. S. 86.

Meine Untersuchungen haben mich zu folgenden Schlussresultaten geführt:

1. Die Obliteration der Synchondrosis condylo-squamosa fängt gewöhnlich im zweiten Lebensjahre an und wird darin auch grösstenteils, wenn nicht ganz, zu Ende geführt.
2. Der laterale, an die Sutura masto-occipitalis stossende Teil bleibt fast ohne Ausnahme am längsten offen.
3. Die Verwachsung geht fast immer von der Gehirnfläche des Knochens aus.

---

Über den Zeitpunkt der Obliteration der Synchondrosis condylo-basilaris (II) kann ich mich kurz fassen. Die Ansichten der anderen Autoren darüber sind ziemlich verschieden; die Engländer zeigen auch hierbei grosse Übereinstimmung unter einander, da sie alle für II das fünfte bis sechste Jahr annehmen. Die Angaben anderer variiren vom dritten (Henle, Beaunis und Bouchard, Testut) bis zum achten Lebensjahre (Welcker). Für die vollständige Obliteration der in Rede stehenden Synchondrose scheint mir die Ansicht Welckers die richtige zu sein. Doch findet der Anfang der Verschmelzung, welcher von Welcker im sechsten Jahre angenommen wird, meiner Erfahrung nach, schon früher statt.

Nachstehende Formulierung scheint mir die beste zu sein:

1. Die Obliteration der Synchondrosis condylo-basilaris pflegt im dritten Jahre anzufangen und ist gewöhnlich nicht vor dem achten Lebensjahre beendet.
2. Die Verschmelzung beginnt stets an der Cerebralfläche des Knochens.

Zur Beantwortung der Frage über die Persistenz der Synchondrosis condylo-squamosa bei Erwachsenen habe ich alle Schädel der hiesigen Sammlung, 895 an der Zahl, mit grösster Sorgfalt auf's Neue durchmustert; 789 derselben gehören dem anthropologischen Teile des Museums an; die übrigen sind aus den teratologischen und systematisch-anatomischen Abteilungen.

Ich werde hier nun diejenigen Schädel besonders erwähnen, an welchen der offen gebliebene Teil der Knorpelfuge an einer oder an beiden Seiten eine Länge von 15 mm oder mehr besitzt.

I. (Katal. **p. p. p.** 4). Mann, 16—18 J. Aus einem Grabe auf der Insel Disko, an der dänischen Westküste Grönlands.
**A.** R. 23, L. 23; **B.** R. 32, L. 26[1]).

Der offene Teil ist hier ungefähr die Hälfte der ganzen Fuge (Taf. XVI, Fig. 1) und ist an dem lateralen Ende am breitesten.

Dieser Schädel war es, an welchem ich im vorigen Winter die Anomalie beobachtete, und der mich zu dieser Arbeit veranlasste.

II. (Katal. **l. l. l.** 22[d]). Mann, ungefähr 20 J. Dajak von Ketoengan, Westküste von Borneo.
**A.** R. 5, L. 18; **B.** R. 28, L. 35.

III. Mann, 30—35 J., unbekannter Herkunft.
**A.** R. 4, L. 23; **B.** R. 27, L. 25.

Die geringe Länge der Synchondrose an der rechten Seite ist wohl aus dem Vorhandensein eines 17 mm langen, 7 mm breiten Schaltknöchelchen im lateralen Teil dieser Fuge zu erklären.

[1]) **A** = die Länge des nicht obliterierten, lateralen Stückes der Synchondrosis condylo-squamosa;

**B** = die Distanz (nach unten) zwischen dem Asterion und dem an die Sutura masto-occipitalis stossenden Ende der Sychondrosis condylo-squamosa.

Die Masse sind in mm angegeben.

IV. (Katal. **l. l. l.** 42). Koll. Swaving, Mann, 25—30 J., Dajak von Bandjermasin, Borneo.
**A.** R. 15; **B.** R. 32.

V. (Katal. **m. m. m.** 20). Mann, 20 J., aus der Umgebung von Makassar, Celebes.
**A.** R. 15; **B.** R. 31.

VI. (Katal. **r. r. r.** 5). Koll. Swaving, Mann, ungefähr 18 J., von der Insel Linga, bei Sumatra.
**A.** R. 21; **B.** R. 32.

VII. (Katal. **y. y.** 8). Erwachsener Mann unbekannter Herkunft. Der Schädel ist vertikal durchgesägt.
**A.** R. 22 (an der Cerebral- und an der Aussenfläche); **B.** R. 22.

---

VIII. (Katal. **j. j. j.** 150). Koll. Swaving, Mann, ungefähr 25 J., von Surakarta, Java [1]).
**A.** R. 29, L. 22; **B.** R. 30, L. 30.

IX. (Katal. **e. e. e.** 2). Mann, ungefähr 30 J., England [2]).
**A.** R. 21, L. 15; **B.** R. 20, L. 21.

X. (Katal. **j. j. j.** 94). Koll. Swaving, Frau 25—30 J., von Tangerang, Java. Horizontal durchgesägt.
**A.** R. 11 (aussen), 9 (innen), L. 15 (aussen), 14 (innen); **B.** R. 28, L. 28.

XI. (Katal. **m. m. m.** 42). Koll. Swaving, Mann, ungefähr 30 J., Bugis von Celebes.
**A.** R. 21, L. 16; **B.** R. 18, L. 18.

XII. (Katal. **h. h. h.** 17). Koll. Hendriksz, Frau, ungefähr 16 J., Hindostan.
**A.** R. 15, L. 7; **B.** R. 34, L. 23.

XIII. (Katal. **f. f. f.** 18). Mann, ungefähr 25 J., Russland.
**A.** R. 20; **B.** R. 29.

---

[1]) Dominicus, l. c. S. 28, Taf. I, Fig. 2.

[2]) E. und G. Sandifort, Museum Anatomicum Academiae Lugduno-Batavae, 1793—1035, T. I, S. 4.

Am lateralen Ende des offenen Teiles der Fuge ein 11 mm langes, 7 mm breites Schaltknöchelchen.

XIV. (Katal. **j. j. j.** 34). Koll. Swaving, Mann, 30 J., von Bantam, Java. Horizontal durchgesägt.

**A.** L. 18 (aussen), 16 (innen); **B.** L. 20.

---

Die Fälle I bis VII sind erst jetzt von mir beobachtet; VIII bis XIV waren schon früher von Dominicus beschrieben.

Weiter wurde die Anomalie noch an beiden Seiten, jedoch mit einer geringeren Länge als 15 mm von Dominicus an 5, von mir an 6 Schädeln, und an einer Seite von Dominicus an 1 und von mir in 21 Fällen vorgefunden. Im ganzen also 47 Fälle.

Ausser den Schädeln wurden noch 24 isolierte Hinterhauptbeine untersucht; an 22 derselben, worunter einzelne nicht völlig erwachsene, fand ich die Synchondrosis condylo-squamosa vollständig verwachsen. An den 2 übrigen wurde folgendes beobachtet:

I. Erwachsen.

**A.** R. 17 (aussen), 21 (innen); L. 0 (aussen), 5 (innen); **B.** R. 29.

II. Nahezu erwachsen (Taf. XVI, Fig. 3):

**A.** R. 9 (aussen), 18 (innen); L. 7 (aussen), 13 (innen); **B.** R. 22, L. 20.

An diesem Knochen war auch beiderseits ein laterales Stück der Sutura transversa (zwischen Ober- und Unterschuppe) offen und zwar R. 24 (aussen), 20 (innen), L. 26 (aussen), 24 (innen).

---

Es ergiebt sich also, dass an 895 Schädeln in 14 Fällen der offengebliebene Teil der Synchondrose (an der Aussenfläche) an einer oder an beiden Seiten eine Länge von 15 mm oder mehr hat; in 11 Fällen war die offene Fuge an beiden Seiten und in

22 Fällen an einer Seite kürzer als 15 mm. Nur an einem von 24 Hinterhauptbeinen und zwar nur an einer Seite, wurde die Synchondrose an der Aussenfläche in mehr als 15 mm offen gefunden.

Im ganzen wurden also an 47 Schädeln und an 2 Hinterhauptbeinen, welche alle von erwachsenen oder nahezu erwachsenen Personen stammten, offene Reste der Synchondrosis condylo-squamosa beobachtet. Diese nicht obliterierten Teile wurden alle am lateralen Ende der Synchondrose gefunden; die sorgfältigste Nachforschung konnte am Rande des grossen Hinterhauptloches keinerlei Reste der Synchondrose nachweisen. Dies steht wohl mit dem intensiveren Wachstume der Schädelknochen an den Nahträndern in Zusammenhang, während das Foramen magnum relativ sehr frühzeitig, nach Macalister[1]) schon im siebenten Lebensjahre, seine bleibende Grösse erreicht.

Der offen gebliebene Teil verläuft gewöhnlich mehr oder weniger geschlängelt. Das an die Zitzennaht stossende Ende pflegt etwas breiter als die mediale Partie zu sein und nicht selten finden sich darin Zwischenknöchelchen, welche bisweilen (z. B. in Schädel III und XIII) ziemlich bedeutende Dimensionen erreichen.

Die Sutura masto-occipitalis zeigt fast konstant an der Stelle, wo die Synchondrosis condylo-squamosa sich mit ihr verbindet, ein hervorragendes Winkelchen, welches schon früher von Virchow[2]) folgenderweise beschrieben ist: „Ganz beständig zeigt die Zitzennaht an der alten Insertionsstelle der hintern Knorpelfuge eine winklige Ausbuchtung."

Bei der Möglichkeit einer Verwechslung der hier in Rede stehenden Fuge mit offenen Resten der Sutura transversa squamae occipitalis kam es mir nicht ohne Bedeutung vor, die Lage beider

[1]) l. c. S. 216.

[2]) Entwickelung des Schädelgrundes, S. 15.

Synchondrosen möglichst genau festzustellen. Ich habe dazu in 69 Fällen die Distanz zwischen dem Asterion und dem lateralen Ende der Synchondrosis condylo-squamosa gemessen. Dabei hat sich herausgestellt, dass der letztere Punkt durchschnittlich 26 mm (Maximum 35, Minimum 18 mm) unterhalb des Asterions liegt. Das laterale Stück der Sutura transversa dagegen stösst stets an das Asterion und zeigt sich niemals unterhalb dieses Punktes, wie dies auch schon von Virchow[1]) beobachtet ist. Das mediale Ende dieser Naht findet sich stets oberhalb des Inions (protuberantia occipitalis externa) nicht nur beim Menschen, sondern auch bei den Säugetieren, worüber Lucy[2]) folgendes mitteilt: „L'inion chez les animaux, comme chez l'homme, est toujours largement situé au-dessous de la ligne de démarcation inférieure et transversale."

Die Synchondrosis condylo-squamosa findet sich stets in ziemlich grossem Abstande unterhalb des Inions, und ist, wie schon oben erwähnt, gewöhnlich geschlängelt mit schwacher Konvexität nach oben. Schultz[3]) beschreibt zwei helle, halbmondförmige Stellen in der Linea semicircularis inferior, welche mit der Konkavität nach oben gerichtet, dicht neben der Crista occipitalis sich vorfinden, und deutet sie als Reste der Synchondrosis condylo-squamosa. Diese Beobachtung lässt sich bestätigen, denn es kommen wirklich an einzelnen Schädeln derartige, durchsichtige Stellen vor. Ich muss aber Virchow darin beistimmen, dass sie mit unserer Synchondrose in keinerlei Beziehung stehen, da sie, wie man sich sehr leicht überzeugen kann, eine ganz andere Richtung haben. An 5 der 24 isolierten, oben erwähnten

[1]) Über einige Merkmale u. s. w. S. 71. Man siehe auch: Broca, Instructions craniologiques et craniométriques de la Société d'Anthropologie de Paris, 1875, S. 26.

[2]) l. c. S. 104.

[3]) Schultz, Bemerkungen über den Bau der normalen Menschenschädel nebst einer Nachlese unbeschriebener Punkte des Schädelreliefs, St. Petersburg, 1852, S. 14.

Hinterhauptbeine sah ich die von Schultz beschriebenen Stellen sehr deutlich, jedoch nur an völlig erwachsenen Knochen muskulöser Individuen; die Stellen fehlten dagegen an den Knochen junger oder muskelschwacher Personen. Sie zeigen in der That eine ziemlich beständige Richtung und stehen wohl mit Muskelansätzen in Beziehung, obgleich sie bisweilen auch an Schädeln muskelkräftiger Personen fehlen.

Ist nun — und diese Frage ist hier schliesslich noch zu berühren — der Persistenz der Synchondrosis condylo-squamosa als Rassenmerkmal einiger Wert beizulegen? Hierauf muss ich, leider, die Antwort schuldig bleiben, da das mir zur Verfügung stehende Material zur Lösung dieser Frage bei weitem nicht hinreichend ist. Unter den Schädeln, an welchen die Anomalie sich vorfand, kommen zwar relativ Viele aus dem ostindischen Archipel vor; dies findet aber seine Erklärung darin, dass ein sehr bedeutender Teil unserer anthropologischen Sammlung in unseren ostindischen Kolonien, hauptsächlich von dem verdienstvollen Dr. C. Swaving, zusammengebracht ist. Mit einer etwaigen grösseren Frequenz der Anomalie bei den ostindischen Völkern hat dies also nichts zu schaffen.

Die Resultate der mitgeteilten Untersuchungen sind nun in folgenden Sätzen zu formulieren:

1. Offene Reste der Synchondrosis condylo-squamosa an erwachsenen Schädeln sind nicht so ganz selten; sie kommen in 5,3% der untersuchten Fälle vor und haben höchstens kaum die Hälfte der Länge der ganzen Fuge (Maximum 29 mm an Schädel III).
2. Sie finden sich ohne Ausnahme an dem lateralen Ende der Synchondrose vor.
3. Das an die Sutura masto-occipitalis stossende (laterale) Ende der Synchondrose liegt im Durchschnitt 26 mm unterhalb des Asterions.

## II.

Es schien mir nicht ohne Interesse, in diese Untersuchungen über die Persistenz der Synchondrosis condylo-squamosa auch den Säugetierschädel aufzunehmen. Wie bekannt besteht kein wesentlicher Unterschied in der Entwickelung des Hinterhauptbeines beim Menschen und bei den Säugetieren; der genannte Knochen ist bei der Geburt stets aus vier Stücken zusammengesetzt; selbstverständlich bleibt hier das Os interparietale ausser Betracht und ebenso das Ossiculum Kerckringii, welches, nach Lucy[1]) nur dem Menschen zukommt und bei dieser Untersuchung an keinem der jungen Säugetierschädel sich vorfand. Diese vier Stücke, welche bekanntlich als Occipitale basilare, superius, laterale oder auch mit anderen Namen unterschieden werden, pflegen um das Foramen magnum gelagert zu sein. Das Occipitale basilare und superius können übrigens beide von der Umrandung des Hinterhauptloches ausgeschlossen sein. Giebel[2]) giebt an, dass in sehr seltenen Fällen, z. B. bei Delphinus delphis und bei Monodon die Bogenstücke in der unteren Mittellinie zusammenstossen und dadurch das Grundbein von der Begrenzung ab nach vorn drängen. Ich konnte das nämliche Verhalten an einem jungen Schädel von Globiocephalus globiceps beobachten. Weiter treten nach Giebel wiederholt die seitlichen Hinterhauptbeine in der oberen Mittellinie unter zurückschieben der Schuppe zusammen, so bei mehreren Didelphys-Arten (aber nicht bei D. dorsigera und D. velutina) auch bei einzelnen Känguruhs, wenigen Nagern und Huftieren, zumal den Hirschen und Antilopen. Hierauf komme ich im weiteren Teile dieser Arbeit zurück.

---

1) l. c. S. 104.

2) Giebel, Mammalia in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild, Leipzig und Heidelberg, 1874, Bd. I, S. 27.

Während nun bei niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien, diese Knochenstücke getrennt bleiben, ist bei den Säugetieren ihre relativ frühzeitige Verwachsung zu einem einzigen Knochen wohl als Regel zu betrachten. Nach Gegenbaur[1]) können die Stücke (z. B. bei Beuteltieren, bei Monotremen) sehr lange getrennt bleiben. Romiti[2]) fand dies an Ornithorhynchus paradoxus bestätigt, während bei Macropus und Sariga (Didelphys), (nämlich an den erwachsenen Tieren) die vier Stücke verschmolzen waren; am Rande fanden sich aber noch deutliche Spuren der früheren Trennung vor.

Über das Lebensalter, in welchem die Verwachsung der vier Knochenstücke bei den Säugetieren zustande kommen soll, sind mir nur sehr wenige und zwar sehr spärliche Mitteilungen bekannt geworden. Gurlt[3]) lässt die Stücke bei den Haussäugetieren (Pferd, Kuh, Schwein, Hund und Katze) bis einige Monate nach der Geburt durch dünne Schichten von Nahtknorpel getrennt bleiben. Nach Giebel[4]) pflegen die Teile des Hinterhauptbeines früher als andere Schädelknochen innig mit einander zu verschmelzen. Richard Hertwig[5]) lässt die Hinterhauptknochen bei den Säugetieren frühzeitig zu dem einheitlichen Hinterhauptbein (Os occipitis) verwachsen.

Die Obliteration der Synchondrosis condylo-squamosa beim Menschen ist, wie sich aus den vorhergehenden Mitteilungen und Untersuchungen ergab, sehr wenig an feste Regeln gebunden; vielleicht zeigt sich dabei an dem Säugetierschädel mehr Übereinstimmung, doch wissen wir darüber nichts Sicheres.

---

1) Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., Leipzig, 1870, S. 657.

2) l. c. S. 5.

3) Gurlt, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere, neu bearbeitet von Leisering und Müller, 5. Aufl., Berlin, 1873, S. 71.

4) l. c. S. 23.

5) Richard Hertwig, Lehrbuch der Zoologie, Jena, 1893, S. 437.

Für diese Untersuchung ist das auch von relativ geringem Werte. Die Hauptfrage ist vielmehr, ob die Persistenz der Synchondrosis condylo-squamosa auch bei erwachsenen Säugetieren vorkommt. Darüber ist aber in der Litteratur nahezu nichts zu finden. An den zahlreichen Abbildungen von Säugetierschädeln, welche mir zu Gesicht kamen, sah ich nur selten etwas Brauchbares. Nur ausnahmsweise findet sich nämlich auch die Hinterfläche des Schädels abgebildet.

Bei Temminck[1]) freilich begegnet man einigen Abbildungen von Beuteltierschädeln, namentlich von Didelphys cancrivora (erwachsen), von D. philander (jung) und von Dasyurus ursinus (völlig erwachsen) und an allen diesen Schädeln ist die ganze Synchondrosis condylo-squamosa deutlich dargestellt.

Gruber[2]) giebt eine Figur eines 8 monatlichen Bärenschädels mit vollständiger Fuge an beiden Seiten. An einem nahezu und an zwei ganz erwachsenen Schädeln von Ursus arctos fand ich die Synchondrose völlig obliteriert.

Weiter kommen bei Giebel[3]) viele Abbildungen (19 an der Zahl) von der Hinterfläche von Säugetierschädeln vor; ich finde aber nur bei einem jungen Orang Utan, bei einer jungen Katze und bei Didelphys aurita die Synchondrosis condylo-squamosa beiderseits abgebildet.

Schliesslich fand ich noch bei Sussdorf[4]) an der Hinterfläche eines Pferdeschädels die Synchondrose gezeichnet und als „Naht zwischen Hinterhauptschuppe und Seitenteil" angedeutet Der Schädel stammt wohl von einem jungen Pferde, da ich 16

1) C. J. Temminck, Monographies de mammalogie, Paris, 1827—1841. T. I. S. 32, 43, 68, Taf. V, Fig. B, Taf. VI u. VIII.

2) W. Gruber, Über Ossicula Wormiana an Säugetierschädeln, in Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie, St. Petersburg, 1852, S. 41, Taf I, Fig. 4.

3) l. c.

4) Max Sussdorf, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere u. s. w., Stuttgart, 1892, 2. Lief. S. 169, Fig. 80, A.

erwachsene Schädel von Tieren des Geschlechtes Equus (7 von E. caballus, 6 von E. asinus, 2 von E. hemionus, 1 von E. montanus) untersuchte und dabei nur einmal an einem Eselschädel an der linken Seite eine Spur der Synchondrose offen fand. Am Schädel eines dreijährigen Pferdes war keine Spur der Knorpelfuge mehr zu entdecken.

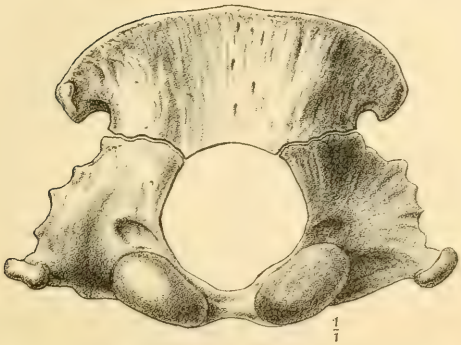
Ich beschloss nun, selbst eine speziellere Untersuchung über das Verhalten der Synchondrosis condylo-squamosa an Säugetierschädeln zur Hand zu nehmen. Die Liberalität des Herrn Dr. F. A. Jentink, Direktor des hiesigen naturhistorischen Reichsmuseums, hat mich in stand gesetzt, das überreiche kraniologische Material dieses Museums zu diesem Zwecke zu verwenden. Mein Kollege der Zoologie, Prof. Dr. C. K. Hoffmann, hatte ferner die Güte, mir einige Affenschädel zur Verfügung zu stellen. Mein Prosektor Herr G. H. van Dissel, hat mich ausserdem bei dieser zeitraubenden Arbeit, mit der Durchmusterung der zahlreichen Schädel, auf sehr energische Weise und mit grossem Wohlwollen unterstützt. Ich sage ihnen allen meinen verbindlichsten Dank für die erwiesenen Dienste.

Im ganzen sind 1885 Säugetierschädel untersucht worden. Die Resultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt; dabei bin ich der Einteilung gefolgt, welche von Herrn Jentink in seinem Katalog angenommen ist[1]). Die Schädel sind in drei Gruppen: Erwachsene, nahezu Erwachsene und Junge, den Angaben des Katalogs gemäss, verteilt. In die Gruppe der Erwachsenen sind auch die Schädel der als alt und sehr alt angegebenen Tiere, in diejenige der Jungen auch die sehr jungen Schädel aufgenommen.

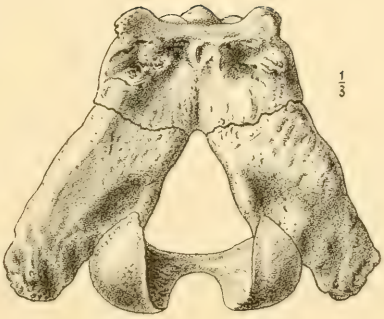
Für jede dieser Gruppen sind drei Rubriken angenommen;

[1]) F. A. Jentink, Muséum d'histoire naturelle des Pays-Bas, T. IX. Catalogue ostéologique des Mammifères, Leide, 1887.

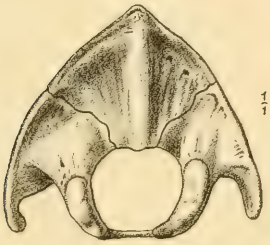
5.



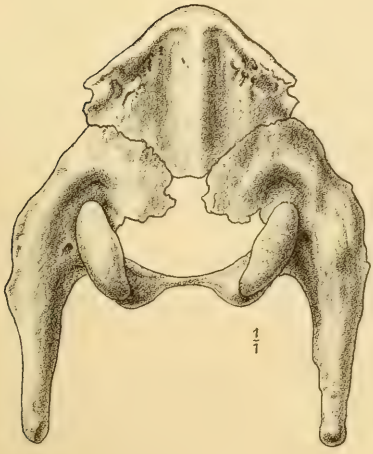

7.



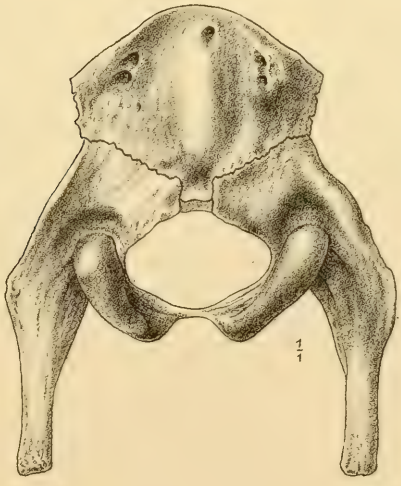

6.




8.

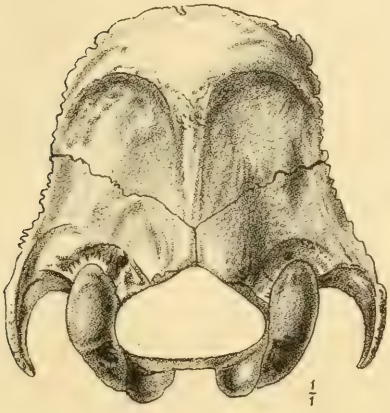



9.

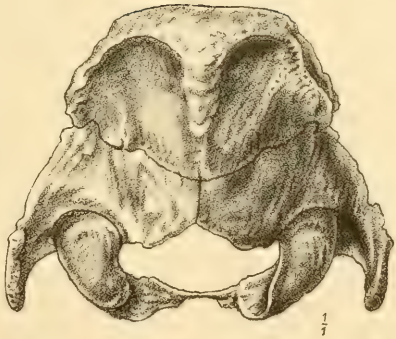



A. J. Weindel d. c.  Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

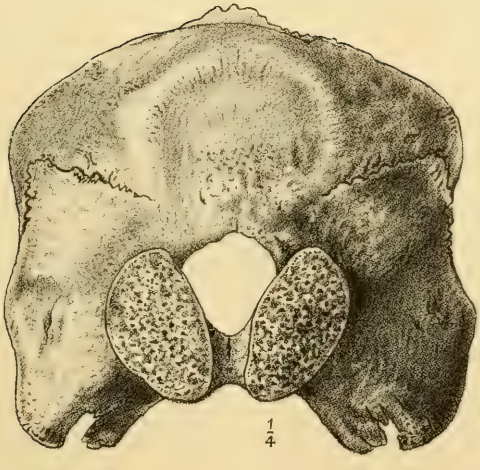
10.



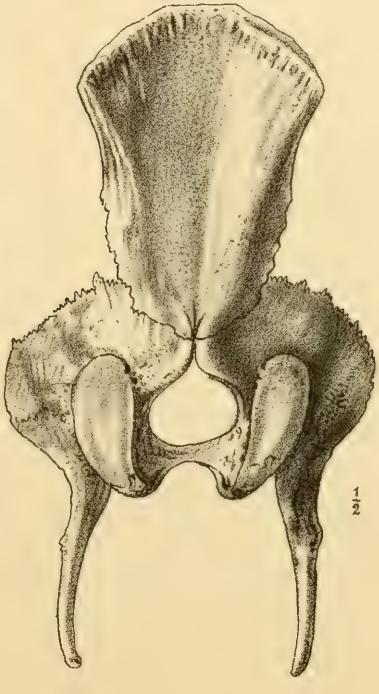
11.



12.



13.



die erste derselben (O) umfasst die Schädel, an welchen die Synchondrosis condylo-squamosa vollständig obliteriert ist. In die zweite (Teile oder Spuren) sind diejenigen Schädel aufgenommen, an welchen grössere oder kleinere Teile der Fuge an einer oder an beiden Seiten offen geblieben sind. Die dritte Rubrik (R. und L., total) enthält nur diejenigen Schädel, welche die Synchondrose an beiden Seiten ganz offen zeigen.

## Tabelle.

| | Erwachsen | | | | Nahezu erwachsen | | | | Jung | | | | Total |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | O | Teile oder Spuren | R. u. L. (total) | | O | Teile oder Spuren | R. u. L. (total) | | O | Teile oder Spuren | R. u. L. (total) | |
| Simiae | 443 | 410 | 31 | 2 | 43 | 29 | 13 | 1 | 121 | 28 | 62 | 31 | 607 |
| Carnivora | 311 | 307 | 4 | — | 47 | 44 | 3 | — | 86 | 50 | 11 | 25 | 444 |
| Ruminantia | 210 | 166 | 22 | 22 | 30 | 19 | 3 | 8 | 47 | 1 | 5 | 41 | 287 |
| Pachydermata | 101 | 79 | 8 | 14 | 23 | 4 | 2 | 17 | 35 | 2 | 1 | 32 | 159 |
| Sirenia | 4 | — | 2 | 2 | 4 | — | 2 | 2 | 3 | — | — | 3 | 11 |
| Cetacea | 41 | 30 | 11 | — | 8 | 1 | 6 | 1 | 6 | 2 | 2 | 2 | 55 |
| Rodentia | 155 | 130 | 19 | 6 | 17 | 11 | 2 | 4 | 15 | 10 | — | 5 | 187 |
| Insectivora | 20 | 18 | 2 | — | 1 | 1 | — | — | 5 | 3 | 1 | 1 | 26 |
| Chiroptera | 23 | 23 | — | — | 1 | 1 | — | — | 1 | — | — | 1 | 25 |
| Bruta | 21 | 18 | 3 | — | 2 | 1 | — | 1 | 8 | 1 | 2 | 5 | 31 |
| Marsupialia | 35 | 22 | 10 | 3 | 12 | 4 | 2 | 6 | 6 | — | — | 6 | 53 |
| | 1364 | 1203 | 112 | 49 | 188 | 115 | 33 | 40 | 333 | 97 | 84 | 152 | 1885 |

Wir ersehen zuerst aus der Tabelle, dass eine vollständig offene Synchondrosis condylo-squamosa dem erwachsenen Schädel der Carnivora, Cetacea, Insectivora, Chiroptera und Bruta wie demjenigen des Menschen fehlt. Mit Ausnahme der Carnivora sind aber die genannten Tierordnungen leider nur durch geringe Zahlen vertreten. Der Schluss, dass die Persistenz der Synchondrose bei diesen Tieren überhaupt nicht vorkomme, wäre deshalb als übereilt zu betrachten.

Bei den Simiae (Affen und Halbaffen zusammengenommen)

fand sich die Anomalie nur in zwei Fällen (0,45%) und zwar beide bei dem Geschlechte Cercopithecus (C. samango (Taf. XVI, Fig. 4) und C. callitrichus). Von den Halbaffen wurden 232 erwachsene Schädel nur mit negativem Resultate untersucht.

Die Schädel der Pachydermata zeigen verhältnismässig die meisten Fälle der Persistenz (14%). Bei den Equidae, von denen 16 erwachsene Schädel zur Untersuchung gelangten, wurde sie nicht angetroffen. Ich beobachtete sie unter den Hyracidae bei Hyrax dorsalis (1 von 2 untersuchten Exemplaren); unter den Suidae bei Sus scrofa (2—2), S. leucomystax (2—2), S. vittatus (2—8), S. barbatus (Taf. XVIII, Fig. 13) (1—2), bei Potamochoerus Edwardsii (1—2); unter den Hippopotamidae bei Hippopotamus amphibius (4—7); unter den Rhinocerotidae bei Ceratorhinus sumatrensis (1—2); unter den Tapiridae und den Elephantidae wurde die Persistenz dagegen nicht aufgefunden.

In der Reihe der Frequenz folgen nun die Ruminantia mit 10,5%; namentlich unter den Bovidae, bei Bos taurus (6—8); unter den Antilopidae bei Kobus ellipsiprymnus (1—5), Calotragus melanotis (1—2), Cephalophus niger (1—2), C. Maxwellii (Taf. XVIII, Fig. 11) (1—4), Damalis pygarga (1—2), Strepsiceros strepsiceros (1—4), Oreas oreas (1—2), Tragelaphus scriptus (1—2), T. sylvaticus (2—7); unter den Cervidae bei Russa russa (1—6), R. moluccensis (1—1), Cervulus muntjac (Taf. XVIII, Fig. 10) (1—5); unter den Moschidae bei Tragulus kanchil (1—3). Unter den Ovidae, Capridae, Camelopardalidae und Camelidae fanden sich keine Fälle der Persistenz vor.

Bei den Marsupialia sank die Frequenz bis auf 8,6% herab. Die Persistenz zeigte sich nämlich nur unter den Didelphidae bei Didelphys virginiana (1—1), D. opossum (1—1) und unter den Dasyuridae bei Thylacinus cynocephalus (1—2). Den übrigen Familien der Beuteltiere fehlte sie.

Von den Rodentia zeigten 3,9% die vollständig offene

Synchondrosis condylo-squamosa, namentlich unter den Castoridae bei Castor fiber (Taf. XVII, Fig. 5) (1—3), unter den Dasyproctidae bei Dasyprocta aguti (Taf. XVII, Fig. 6) (1—3), unter den Cavidae bei Cavia aperea (1—1), Hydrochoerus capybara (2—5), unter den Leporinae bei Lepus cuniculus (1—1). An den erwachsenen Schädeln aus den übrigen zahlreichen Nagerfamilien wurde die Synchondrose stets vollständig obliteriert gefunden.

Die geringe Zahl der Sirenenschädel berechtigt nicht etwa zu einem Schlusse über die relative Frequenz der offengebliebenen Knorpelfuge bei dieser Tierordnung. Die Anomalie fand sich unter den Halicoribdae ei Halicore dujong (Taf. XVII Fig. 7) (2—2) und fehlte den Manatidae (1 Manatus inunguis, 1 M. senegalensis).

Schliesslich erwähne ich hier, dass auch die nahezu erwachsenen und die jungen Tiere sehr bedeutende relative Unterschiede in der Häufigkeit der nicht obliterierten Synchondrose darbieten. Ich beschränke mich hier auf die durch zahlreiche Objekte vertretenen Tierordnungen. So fand sich bei den Simiae unter den nahezu erwachsenen Schädeln 2,3 %, unter den jungen 25,6 %; bei den Ruminantia nahezu erwachsen 26,7 %, jung 87,4 %; bei den Pachydermata nahezu erwachsen 74 %, jung 91 %.

---

Die Art und Weise, in der die Bogenstücke (Occipitalia lateralia) sich zu der Schuppe des Hinterhauptbeines und zur hinteren Peripherie des Foramen magnum verhalten, resp. die Form der Synchondrosis condylo-squamosa ist bei den verschiedenen Tierordnungen in hohem Grade verschieden. Ich glaube dabei drei Hauptformen annehmen zu können, obwohl ich von vornherein gestehen muss, dass es nicht leicht ist, alle beobachteten Variationen einer dieser Hauptformen zuzuweisen.

Bei der ersten Hauptform ist die Schuppe des Hinterhaupt-

beines mit einem grösseren oder geringeren Stücke an der Begrenzung des Foramen magnum direkt beteiligt. Die Synchondrosis läuft in nahezu horizontaler oder mehr schiefer Richtung dem Hinterhauptloche zu.

Diese Form wurde beim Menschen (Taf. XVI, Fig. 2), bei den Simiae (Taf. XVI, Fig. 4), bei den Carnivora, unter den Ruminantia nur bei Tragulus kanchil, unter den Pachydermata bei Hyrax dorsalis, unter den Sirenia bei Halicore dujong (Taf. XVII, Fig. 7), bei den Cetacea, bei den Rodentia (Taf. XVII, Fig. 5 und 6), bei den Insectivora, bei den Chiroptera, bei den Bruta und bei den Marsupialia, mit Ausnahme von Thylacinus cynocephalus und Didelphys virginiana, vorgefunden; an einigen Beuteltierschädeln bietet der Hinterrand des Foramen magnum sehr eigentümliche Modifikationen (Taf. XVII, Fig. 8 und 9).

Die zweite Hauptform ist dadurch charakterisiert, dass die Hinterhauptsschuppe von der Umgrenzung des Hinterhauptloches verdrängt ist; die beiden Bogenstücke sind in der Medianebene durch eine Synchondrose, welcher ich den Namen Synchondrosis intercondyloidea beilegen möchte, mit einander verbunden. Die der Art in der Medianebene zusammenstossenden Bogenstücke sehen einem Wirbelbogen sehr ähnlich. An einzelnen erwachsenen Schädeln ist die Synchondrosis intercondyloidea völlig oder teilweise obliteriert, während die Synchondrosis condylo-squamosa noch ganz offen ist.

Diese zweite Form wurde nun vorgefunden bei den Ruminantia (Taf. XVIII, Fig. 10 u. 11) mit Ausnahme von Tragulus kanchil; unter den Pachydermata bei den Equidae und bei Hippopotamus amphibius; unter den Sirenia bei Manatus australis; unter den Marsupialia bei Thylacinus cynocephalus; bei Didelphys virginiana steigt ein spitziger Fortsatz der Schuppe zwischen den Bogenstücken nach dem Foramen magnum hinab,

ohne dieses jedoch zu erreichen. Didelphys opossum zeigt die den meisten Beuteltieren eigene Form.

Die dritte Hauptform hält etwa die Mitte zwischen den beiden vorigen. Vom Hinterrande aus verlängert sich das Hinterhauptloch als ein schmaler Fortsatz zwischen den Bogenstücken. Eine Rinne lässt sich vom hinteren Ende dieses Fortsatzes über die Aussenfläche des Knochens verfolgen (Taf. XVIII, Fig. 13). Wahrscheinlich wird dieser Fortsatz von einer Bindegewebemembran ausgefüllt, wie man auch am Kinderschädel (Taf. XVI, Fig. 2) den Hinterrand des Foramen magnum von einer Membran gebildet sieht.

Diese Hauptform wurde mit geringen Modifikationen bei allen untersuchten Schweinearten und bei Ceratorhinus Sumatrensis beobachtet.

---

Über die Bedeutung der Persistenz der Synchondrosis condylo-squamosa kann ich mich kurz fassen. Bei den niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien, bleiben die Teile, welche das Hinterhauptbein bilden, getrennt; bei den höheren Wirbeltieren aber zeigen die zusammensetzenden Stücke eine Neigung zur Verwachsung, so dass bei den Säugetieren die relativ frühzeitige Verwachsung aller Nähte oder Synchondrosen des Os occipitis wohl als Regel zu betrachten ist. Eine Ausnahme findet man jedoch bei der Oberschuppe, welche als Os interparietale bei vielen Säugetieren getrennt bleibt, beim Menschen aber mit der Unterschuppe zu verschmelzen pflegt. In relativ seltenen Fällen kommt auch beim Menschen die Verbindung zwischen Ober- und Unterschuppe nicht oder nur unvollständig zu stande; die Sutura transversa persistiert und trennt die beiden Schuppen mehr oder weniger vollkommen; wir haben in diesen Fällen mit dem sog. Os Incae in seinen vielfältigen Modifikationen zu thun[1]).

---

1) Virchow, Über einige Merkmale u. s. w.
Hermann Stieda, l. c.

Auf ähnliche Weise wie die Sutura transversa verhält sich nun die Synchondrosis condylo-squamosa, jedoch mit dem Unterschiede, dass die Persistenz sich viel häufiger an der erstgenannten, als an der letzteren vorfindet. Eine Persistenz der ganzen Synchondrosis condylo-squamosa ist bis jetzt beim erwachsenen Menschen nicht beobachtet, während die Fälle von Sutura transversa totalis nicht gerade zu den grossen Seltenheiten zu rechnen sind. Bei einzelnen Säugetiergruppen kommt aber, an den erwachsenen Tieren, die Persistenz der totalen Synchondrosis condylo-squamosa, wie unsere Tabelle zeigt, nicht so ganz selten vor, während sie bei anderen Gruppen, wie beim Menschen, nicht beobachtet wurde. Am zahlreichsten fanden wir die offene Synchondrose bei den Antilopidae und bei den Suidae.

Es ergiebt sich also, dass bei allen Säugetieren (inklusive dem Menschen) sich eine Tendenz zur totalen Obliteration der Synchondrosis condylo-squamosa zeigt. Gewisse, uns völlig unbekannte Ursachen treten aber bisweilen der Verschmelzung der bezüglichen Knochenstücke hemmend entgegen. Die Folgen dieser Ursachen zeigen sich bald als partielle, bald als totale Persistenz der in Rede stehenden Synchondrose, bald sehr selten (Mensch, Simiae, Carnivora u. a.), bald häufiger (Ruminantia, Pachydermata u. a.). Die jetzige Untersuchung lässt auch die Ursachen dieser geringeren oder grösseren Häufigkeit vollkommen im Dunkeln. Obenstehendes berechtigt aber, meiner Ansicht nach, wohl zu dem Schlusse: Die Persistenz der Synchondrosis condylo-squamosa ist als eine Hemmungsbildung aufzufassen.

Leiden, 31. Januar 1894.

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel XVI.

Fig. 1. 16—18jähriger Mann, aus einem Grabe auf der Insel Disko an der dänischen Westküste Grönlands, mit seitlichen Resten der Synchondrosis condylo-squamosa (1/2 nat. Grösse).

Fig. 2. Mädchen von 2 Jahr 3 Mon. (1/2 nat. Grösse).

Fig. 3. Nahezu erwachsener Mann, mit seitlichen Resten der Sutura transversa und der Synchondrosis condylo-squamosa (1/2 nat. Grösse).

Fig. 4. Cercopithecus samango, erwachsen, ♀, (nat. Grösse).

## Tafel XVII.

Fig. 5. Castor fiber, erwachsen (nat. Grösse).

Fig. 6. Dasyprocta aguti, erwachsen (nat. Grösse).

Fig. 7. Halicore dujong, erwachsen (1/3 nat. Grösse).

Fig. 8. Osphranter rufus, halb erwachsen, ♂ (nat. Grösse).

Fig. 9. Macropus giganteus, nahezu erwachsen, ♂ (nat. Grösse).

## Tafel XVIII.

Fig. 10. Cervulus muntjac, erwachsen, ♀, (nat. Grösse).

Fig. 11. Cephalophus Maxwellii, erwachsen, ♂, (nat. Grösse).

Fig. 12. Globiocephalus globiceps, jung, (1/4 nat. Grösse).

Fig. 13. Sus barbatus, erwachsen, ♀, (1/2 nat. Grösse).

In allen Figuren ist die Hinterfläche des Os occipitis vorgestellt.

Aus dem anat. Institute des Herrn Prof. E. Zuckerkandl
in Wien.

---

# UBER DIE
# STRIA MEDULLARIS THALAMI OPTICI
## UND IHRE
# VERBINDUNGEN.

## VERGLEICHEND-ANATOMISCHE STUDIE

VON

**Dr. GEORG LOTHEISSEN,**
ASSISTENTEN AM I. ANATOMISCHEN INSTITUT ZU WIEN.

*Mit 6 Figuren auf Tafel XIX/XX und 4 Figuren im Text.*

Der Thalamus opticus bildet den Sammelpunkt von Fasern der verschiedensten Systeme. Seine freie Oberfläche bedeckt zum grössten Teile eine Gürtelschichte, die selbst wieder die verschiedenartigsten Fasern in sich vereinigt. Während aber die meisten Fasern eine mehr oder weniger quere[1]) Richtung einhalten, also von der lateralen Seite des Thalamus gegen die Mittellinie streben, zieht nahe dieser ein Bündel markhaltiger Fasern mehr sagittal über die Oberfläche des Sehhügels. Es geht hinten vom Ganglion habenulae auf die Zirbel über und versinkt vorne im Mark des Zwischenhirns; man nennt es die Stria medullaris thalami optici.

Dieser Faserstrang hat mannigfache Verbindungen, von denen einige erst in der letzten Zeit gefunden wurden, als man mit besseren Hilfsmitteln an die Arbeit ging. Untersucht wurde dieses Bündel schon sehr oft, da man bald einen Zusammenhang mit dem Fornix gefunden hatte und ihm deshalb ein erhöhtes Interesse entgegenbrachte. Trotzdem ist man über seine verschiedenen Verbindungen noch nicht völlig im klaren,

---

[1]) Im Gebrauch der Ausdrücke zur Bezeichnung der Lage schliesse ich mich an Edinger (5) an; nur verwende ich statt frontalwärts und caudalwärts — vorne und hinten, da ich es nicht ganz klar finde, wenn man gleichzeitig von Frontalschnitten spricht (wie auch Honegger 12), d. h. von Schnitten, die parallel der Stirnebene geführt sind (die „Coronal sections“ der Engländer) und nicht gegen die Stirne hin. Unter medial verstehe ich, was Meynert mit „innen“ (z. B. stilus internus th. opt.) bezeichnet, nämlich näher der Mittellinie, lateral ist entfernter von ihr.

da die meisten Untersucher sich mit der Karminfärbung begnügten, und höchstens noch Gold- oder Osmiumtinktionen anwendeten. Von denen, die sich bei Säugern eingehender mit dieser Gegend befassten, bediente sich meines Wissens mit Ausnahme Edingers keiner der Weigert'schen Hämatoxylin-Nervenfärbung. Bei der Wichtigkeit, welche heutzutage die Hirnfaserung besitzt, glaube ich daher nicht besonderer Entschuldigung zu bedürfen, dass auch ich über dieses Fasersystem sprechen will, nachdem ich es genau untersucht habe.

Honegger (12) hat in seiner umfassenden Arbeit über das Gewölbe und dessen Verbindungen die gesamte Litteratur über den Gegenstand zusammengestellt; ich begnüge mich darum damit, auf dieses Verzeichnis hinzuweisen, und werde nur die neuere Litteratur berücksichtigen, obwohl ich auch die ältere durchgesehen habe.

Der Name Stria medullaris th. opt. ist nicht allgemein angenommen, viele Autoren kennen nur eine Taenia thalami (Edinger, Honegger, Ganser); andre nur Zirbelstiele, die dann auch einen Teil des Stratum zonale bilden (Meynert 16. 18. Forel 8.). Meynert versteht, wie Brissaud (3. pag. 275) unter Striae medullares die Laminae medullares, die sich wie Zwiebelschalen übereinanderlegen. Schnopfhagen (23) kennt nur eine Gürtelschicht, auf einer Abbildung sehen wir aber eine habenula in einer Schnittebene, in der an dieser Stelle entschieden schon die Stria medullaris zu suchen ist. Obersteiner (19. p. 79) unterscheidet zwischen einer „Stria med. oder habenula, welche als eine nach hinten dicker werdende Markleiste die Trennungskante zwischen der medialen und oberen Fläche des Thalamus zuschärft," und einer Taenia thalami oder Taenia ventriculi tertii; diese ist „ein gelatinöses Plättchen, in das die Stria med. ausgezogen erscheint". Die älteren Namen, Jung (13) spricht z. B. vom „eingelegten Streifen," übergehe ich und wende mich der makroskopischen Betrachtung dieses Faserstranges zu.

Unser Institut besitzt eine ziemlich reichhaltige Sammlung von Gehirnen der verschiedensten Tierklassen; so war ich in der Lage die Gehirne vieler Tierspecies (oft in mehreren Exemplaren) zu untersuchen. Die meisten Gehirne waren in Alkohol konserviert und darum für die Weigert'sche Färbung unbrauchbar, während ich die in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten auch mikroskopisch untersuchen konnte.

Der Unterschied zwischen Marksträngen und Gangliengrau tritt an frischen Gehirnen und an mit Chromsalzen imprägnierten deutlicher hervor als an Spirituspräparaten; trotzdem liess sich aber erkennen, dass das makroskopische Verhalten der Stria medullaris bei den einzelnen Tierklassen nur sehr geringe Differenzen aufweist.

In den meisten Fällen verlaufen die Striae medullares der beiden Seiten nahezu parallel vom hinteren Ende des Ganglion habenulae bis an den vorderen Pol des Thalamus und biegen hier, sich ein wenig lateralwärts wendend, auf die Vorderfläche des Sehhügels um[1]). Der Mensch stimmt darin mit den Carnivoren, Chiropteren und Primaten überein. In andern Fällen schliessen die beiden Striae einen nach vorne offenen Winkel ein; dieser kann sehr klein sein, wie bei den Nagern, oder grösser, wie beim Pferd und den Artiodactylen, am bedeutendsten ist er nach Forel beim Maulwurf, dessen Gehirn mir nicht zur Verfügung stand;[2]) und zwar beginnt die Ablenkung am Ursprung der Striae med. aus dem Zirbelstiel. Bei den Tieren sah ich die Stria immer als ein mehr oder weniger flaches Band auf dem Sehhügel und dem Ganglion habenulae hinziehen, nur beim Menschen bildete sie eine scharf hervortretende Mark-

1) Auf dieses Verhalten hat schon Forel (8) aufmerksam gemacht.

2) Ganser (9 pag. 606) konstatiert die Übereinstimmung der Verhältnisse des Stratum zonale des Maulwurfs mit denen beim Kaninchen, der Maus und dem Igel.

leiste, die „anfangs (vorne) als ein kaum merklicher Saum des Thalamus obere und mediale Fläche scheidet und nach hinten allmählich schärfer hervortritt", wie Henle (11, pag. 146) sehr treffend beschreibt.

Das Ganglion habenulae ist bei den meisten Tieren stark entwickelt und auch beim Menschen ist es nicht so klein, als man gewöhnlich annimmt. Bei einigen Tieren reicht es fast bis zum vorderen Pol des Sehhügels (z. B. bei der Maus); bei diesen kann natürlich die Stria med. in ihrem Verlauf die eigentliche obere Thalamusfläche nicht berühren. Bei den andern kann man aber ganz gut den Verlauf auf dem Thalamus von dem auf dem Gangl. hab. trennen. Im ersteren liegt die Stria entweder parallel oder divergirend immer nahe der medialen Thalamuskante, die sie, wie erwähnt, beim Menschen selbst bildet; im letzteren entfernt sie sich aber stets etwas von der medialen Wand, was freilich grösstenteils dadurch hervorgerufen wird, dass sich das Ganglion habenulae gegen die Mittellinie hin vorbaucht und so das Niveau des centralen Höhlengrau überragt. Auf diese Weise bedeckt die Stria medullaris in der Regel nur etwas mehr als die laterale Hälfte des Ganglions. Aber nicht bloss nach der Mitte zu, auch nach rückwärts wölbt sich das Ganglion vor; während nun gewöhnlich die Zirbelstiele von dem hinteren, oberen Pol des Gangl. haben. abgehen, liegt diese Ausbauchung dann hinter dem Abgang der Zirbelstiele. Am deutlichsten sah ich dies bei Arctocephalus Gillispii ausgeprägt.

Edinger hat seinerzeit (4, pag. 311) die Vermutung ausgesprochen, dass „das System der Ganglia habenulae ein zum Olfaktorius gehöriges System ist," und betont, dass die Ganglia „bei den niederen Wirbeltieren in einer gewissen Massenbeziehung zu den mächtigen Riechnerven zu stehen scheinen." An einer anderen Stelle (5, pag. 36) spricht er von dem „zum

Riechapparat in einem bestimmten Grössenverhältnis stehenden Umfang des Ganglion habenulae“ ohne Beschränkung auf die niederen Wirbeltiere. Über die bei diesen geltenden Verhältnisse habe ich kein Urteil; für die Säuger aber kann ich die Angabe, dass ein bestimmtes Grössenverhältnis zwischen Ganglion habenulae und Riechlappen besteht, nicht bestätigen. Um diese Beziehung zu prüfen, habe ich Messungen angestellt, teils an dem ganzen Gehirn (nämlich an der einen oder anderen Hemisphäre des median geteilten Gehirns), wo mir jedoch mehrere Gehirne einer Tierspecies zu Gebot standen, auch an Durchschnitten (sagittal, frontal, horizontal). Die zur Kontrole an den mikroskopischen Präparaten mit dem Okularmikrometer vorgenommenen Messungen stimmten genau mit den makroskopischen überein.

Es zeigte sich nun, dass Tiere mit grossem Riechlappen (makrosmatische) ein Ganglion habenulae besitzen, das kaum grösser ist als das der (mikrosmatischen) Primaten mit verkümmertem Riechlappen. Ich fand ein grosses Ganglion bei kleinem und ein kleines bei grossem Riechlappen. Zum Beweis will ich nur ein paar schlagende Beispiele aus der Tabelle meiner Messungen hervorheben.[1])

| Tierspecies | Gangl. habenulae | | | Tractus olfactorius | Bulbus olfactor. | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Höhe | Länge | Breite | durchschn. Breite | Höhe | Länge | Breite |
| Macropus giganteus | 2.5 | 4.9 | 2 | 12 | 7.25 | 17.75 | 8.75 |
| Canis lupus × familiaris (Bastard) | 2 | 4.9 | 1.5 | 9 | 24.5 | 14.5 | 6.8 |
| Auchenia huanaco | 2.5 | 5.5 | 2.5 | 6.5 | 4 | 21.25 | 10 |
| Cynocephalus hamadryas | 2 | 4.3 | 1.5 | 2 | 2.5 | 6 | 4.5 |
| Homo | 1.75 | 2.5 | 1.5 | 2 | 1.5 | 8.75 | 3.25 |

1) Die Masse sind in Millimetern, beim Kubikinhalt in Kubikmillimetern angegeben.

Kubikinhalt.

| Tierspecies | Gangl. habenul. | Reihenfolge nach der Grösse des G. hab. | B. olf. | Bulbus olfactorius. |
|---|---|---|---|---|
| Macropus giganteus | 19 | 2 | 3 | 384 |
| Canis lupus × familiaris | 12 | 3 | 1 | 1850 |
| Auchenia huanaco | 27 | 1 | 2 | 660 |
| Cynocephalus hamadryas | 10 | 4 | 4 | 53 |
| Homo | 5 | 5 | 5 | 33 |

Wir sehen also, dass das Ganglion habenulae in seiner Grösse viel weniger variirt als der Riechkolben, der ganz bedeutende Unterschiede aufweist. Trotzdem glaube auch ich, dass das Ganglion habenulae mit dem Riechapparat in Beziehung steht, wie ich später ausführen werde.[1]) Dass aber das Ganglion mit den Schwankungen in der Grösse des Riechlappens nicht gleichen Schritt hält, scheint mir leicht begreiflich, da es ja ausser der Stria medullaris noch viele Fasern nach andern Gegenden aussendet. So sollen darin nach den Untersuchungen Mendel's[2]) die Pupillarfasern des Tractus opticus entspringen, da das Ganglion teilweise atrophierte, wenn man die Iris exstirpiert hatte. Honegger (12, pag. 398) meint, diese Fasern gelangten durch das zentrale Grau dahin, indem sie aus dem Chiasma opticum kommen und sich den Fasern des unteren Sehhügelstiels, die Honegger als „stilus inferior internus" bezeichnet, anschliessen.[3]) Sie können aber auch „durch den gleichseitigen Tractus opticus und durch das Stratum zonale zum Gangl. haben. gelangen," giebt er dann selbst zu. Wie immer der Verlauf der Fasern ist, sicher endigen sie hier; und es ist

[1]) vgl. S. 252.

[2]) vgl. Anm. 1 auf Seite 246.

[3]) Diese gehen zur „ventralen Peripherie" des G. hab.; thatsächlich sieht man an Frontalschnitten in den hinteren, ventralen Partien des Gangl. (nahe der medialen Wand) Fasern aus dem zentralen Grau endigen.

Fig. 1.

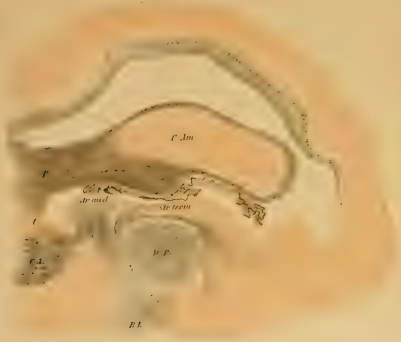



Fig. 2.

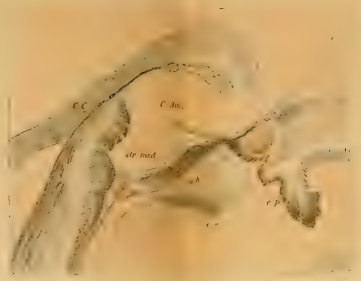



Fig. 3.

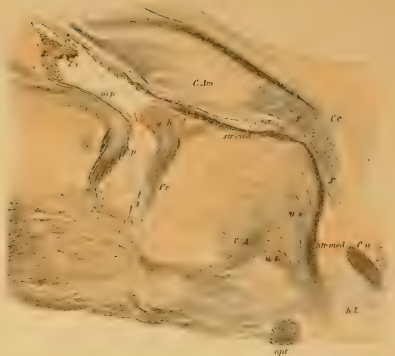



Fig. 4.

Fig. 5.

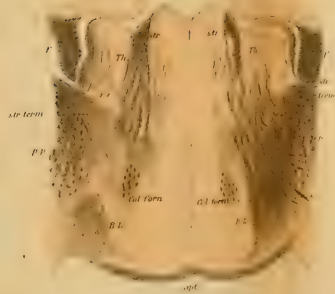



Fig. 6.

Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

ganz wohl denkbar, dass eine Vermehrung der ihnen entsprechenden Zellen den Verlust an Zellen des Riechsystems ausgleicht, und dass das Ganglion deshalb nicht kleiner erscheint.

Von dem Ganglion habenulae tritt die Stria medullaris im Zirbelstiel an die Basis der Zirbel und geht durch die sog. „Zirbelkommissur“ zur andern Seite. Diese Kommissur liegt in der Regel an der Vorderseite der Zirbelbasis, oft in die Zirbelsubstanz eingegraben, während an der Hinterseite die Commissura posterior liegt. Die beiden Kommissuren treten oft so nahe aneinander, dass es makroskopisch schwer oder gar nicht möglich ist zu sehen, ob sie zusammenhängen oder nicht, so dass erst die mikroskopische Betrachtung die Aufklärung bringt, dass sie völlig unabhängig voneinander sind. (vgl. Seite 246.) In solchen Fällen fehlt in der Regel der Ventriculus conarii (Recessus pinealis), indem die beiden Lamellen, die man an der Zirbel unterscheidet, (Rauber 21, p. 356) die obere oder Lamina pedunculorum und die untere oder Lamina conarii miteinander verschmelzen.

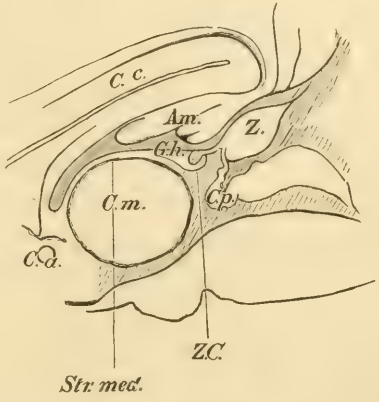



Abb. 1. Medianer Sagittalschnitt aus dem Gehirne von Equus caballus. (Nat. Grösse.)

*Am.* Ammonshorn, *C. a.* Commissura anterior, *C. c.* Corpus callosum, *C. m.* Comm. media., *C. p.* Comm. posterior, *G. h.* Ganglion habenulae, *Str. med.* Stria medullaris, *Z.* Zirbel, *Z. C.* Zirbel Comm.

Bei einzelnen Tieren [1]) liegt der Hauptteil der Zirbelkommissur näher dem Ganglion habenulae, so dass man hier mit Recht von einer Commissura ganglii habenulae (Osborn) sprechen kann,

1) Equus caballus, Antilope Soemmeringii, Cervus capreolus, Felis leo, F. lynx, F. pardus; F. domestica aber nicht.

wie sie sich bei den Reptilien findet. Von der Kommissur geht nur ein dünnes Markblatt zur Zirbel hin und trifft hier mit den Ausläufern der hinteren Kommissur zusammen. (Vgl. Abb. 1). Das dünne Markblatt besteht aber auch aus Querfasern, so dass wir eigentlich nur eine in die Länge gezogene Zirbelkommissur vor uns haben.

Wenden wir uns nun der mikroskopischen Betrachtung[1]) zu, so sind wir imstande, eine Reihe von Verbindungen der Stria medullaris festzustellen, die vielleicht geeignet sind, etwas Licht in ihre physiologische Bedeutung zu bringen.

In erster Linie hebe ich da die Verbindung mit dem Fornix hervor. Sie ist am längsten bekannt, wenn man auch geraume Zeit über die Art und Weise dieser Verbindung im Irrtum war. Die meisten Autoren liessen nämlich die Fasern der Stria medullaris mit dem absteigenden Gewölbschenkel ins Corpus mammillare gehen und dort endigen. Nur wenige sprachen sich für ein Umbiegen der Fasern nach oben und den Verlauf nach rückwärts zum Ammonshorn aus, wie Cuvier, Reil, Carus, Luys, Schwalbe[2]). Meynert hat die Verbindung anfangs bloss bezweifelt (16, pag. 732), später entschieden in Abrede gestellt (18, p. 28). Vielleicht wurde er hierzu durch die Angaben Gudden's verleitet, der[3]) behauptet, die Taenia thalami führe keine Fasern aus der Fornixsäule, denn trotz der Atrophie der letzteren auf einer Seite zeige die Taenia auf Frontalschnitten beiderseits gleichen Durchmesser.

---

[1]) Ich verfertigte Schnittserien der Gehirne von:

| | |
|---|---|
| Macropus giganteus. Shaw. | Erinaceus europaeus. L. |
| Ovis aries. L. | Canis familiaris. L. |
| Lepus cuniculus. K. | Felis domestica. L. |
| Cavia cobaya. Schreb. | Vesperugo noctula. Schreb. |
| Mus rattus. L. | Homo. |
| Mus musculus. L. | |

[2]) vgl. Honegger (12) p. 273.

[3]) Beitrag zur Kenntnis des Corp. mammillare etc. (Arch. f. Psych. Bd. XI, 1880) cit. bei Honegger (12) p. 349.

Erst Ganser hat die richtige Art der Verbindung endgiltig festgestellt und zwar durch das Experiment. Er hat im Tuber cinereum die Fornixsäule zerstört, so dass sie atrophierte; es blieb jedoch ein Bündel übrig, das „vom Ammonshorn kommend gerade hinter der Commissura anterior ein Knie bildet und sich nach hinten zum Stratum zonale th. opt. begiebt." (9, p. 675). Es soll Gudden s „seitliches ungekreuztes Bündel der Fornixsäule" sein, vielleicht vereint mit dem „oberen gekreuzten Bündel;" somit bestünden Verbindungen der Stria medullaris nicht bloss mit dem Ammonshorn derselben, sondern auch mit dem der andern Seite. Honegger bestätigt diese Art des Verlaufs, sagt aber, der Fornix sende zwei Bündel zur Stria medullaris, zwischen denen, wenigstens bei Huftieren, der Nucleus anterior thalami liege. Das laterale sei das „seitliche ungekreuzte Bündel" (p. 339), über die Natur des anderen spricht er sich nicht aus, vielleicht ist es das „obere gekreuzte Bündel." Honegger's Abbildung (Fig. 14) lässt freilich nicht einmal ahnen, was das Präparat (ein Sagittalschnitt) gezeigt haben mag.

Da Fornixsäule und Stria medullaris auf Horizontalschnitten schräg hintereinander liegen, ist es klar, dass man, wie auch Ganser betont, weder auf Frontal- noch auf Sagittalschnitten ihre Verbindung klar übersehen kann. Ich führte daher Schnitte in einer Ebene, die zwischen frontal und sagittal die Mitte hält, und erhielt so ein sehr deutliches Bild. (Siehe Tafel XIX/XX Fig. 1.) Man sieht da an dem vorderen Thalamusende die Stria medullaris sich teilen. Ein Strang, der etwas schmäler erscheint als der andere, zieht im Bogen zum Fornix, der direkt über der Commissura anterior getroffen ist. Ein Teil des Fornix, nämlich derjenige, welcher zum Corpus mammillare geht, zieht neben der Kommissur herab. Der andere Teil der Stria med. zieht an die Basis und verliert sich in einem Haufen quergetroffener Fasern zwischen Ganglienzellen. (Vgl. weiter unten Seite 237.) Diesem Bild entspricht es auch, dass auf Horizontal-

schnitten sowohl Fornix als Stria unterhalb dieser Verbindungsstelle gleichviel an Umfang abgenommen haben. Dass die Verbindung in dieser Weise vor sich geht, ist also nicht zu bezweifeln, die Angabe Honegger's, dass zwei Bündel existieren, kann ich aber nicht bestätigen. Obwohl ich über ein reiches Untersuchungsmaterial verfüge, sah ich niemals das Bündel sich teilen, niemals den Nucleus anterior einschliessen. Nichtsdestoweniger mag dies eine Bündel verschiedenartige Fasern führen; Fasern, die nicht nur dem „seitlichen ungekreuzten Bündel der Fornixsäule" angehören.

Der oben erwähnte zweite Strang, der an die Basis zieht, ist als eine Verbindung des „Stratum zonale" mit der Zona incerta schon lange bekannt, doch hat auch er verschiedene Deutungen erfahren. Zumeist wurde er dem unteren Thalamusstiel zugerechnet und erhielt die verschiedensten Namen. Man liess ihn einfach in die Zona incerta gehen, ohne sich über seine letzte Endigung näher auszusprechen.

In der Zona incerta hat Ganser (9 p. 689 ff.) zuerst eine Fasermasse beschrieben, die er als „basales Längsbündel" bezeichnet; dieses tritt in eine Zellengruppe ein, die „in der Querebene des Chiasma opticum liegt, sich aber ein gutes Teil vor und hinter dieselbe erstreckt; nach vorne bis zu den grossen Zellen am Kopf des Streifenhügels, nach hinten etwa so weit, wie das sog. basale Optikusganglion." Honegger (12, p. 357) bemerkt dazu, er betrachte das basale Längsbündel als die Fortsetzung eines Teils der Faserbündel, die „aus dem Lobus olfactorius mehr seitlich in der Zona incerta nach hinten ziehen." Diese treten nämlich durch den Kern, welchen Ganser als „Kern des basalen Längsbündels" bezeichnet hat. Er meint aber, dass durchaus nicht alle Fasern des basalen Längsbündels in diesem Kern endigen. Dieses Bündel besteht offenbar aus jenen Fasern, die sich dem Fasciculus hippocampi Zuckerkandl's anschliessen, und die „vorne bis in die Lamina perforata ver-

folgt werden können." (26, p. 192.) Mit dem Fasciculus hippocampi ist es aber keinesfalls identisch.

In diesem basalen Längsbündel sah ich nun an meinen Schnittserien die Fasern aus der Stria medullaris verschwinden. Sie ziehen, nachdem sie das Bündel an den Fornix abgegeben haben, schräg lateralwärts und nach hinten (vgl. Tafel XIX/XX Fig. 1); gelangen dicht vor dem Tractus opticus an die Gehirnbasis und in das Ganser'sche Bündel (vgl. Tafel XIX Fig. 3 und Abb. 2), und zwar scheint der grösste Teil der Fasern, wenn nicht alle, in dem Kern Ganser's zu endigen, wenigstens ist es mir nie gelungen, die Fasern weiter gegen den Riechlappen hin zu verfolgen. Interessant ist es nun, dass Ad. Meyer (15, pag. 87) bei Reptilien ein „basales Längsbündel zur Taenia thalami" gefunden hat, welches in der Rinde des Unterlappens entspringt. Der Unterlappen, wie Meyer den sonst oft Lobus occipitalis genannten Hirnteil der Reptilien genannt wissen will (p. 72), entspricht allem Anscheine nach dem Lobus temporalis der Säuger; es endigt nämlich darin die Commissura anterior (Commissura loborum nach Meyer, also wohl die Pars temporalis der Comm. ant.), und es entspringt hier ein weisser Faserfächer, der in den Pedunculus bulbi olfactorii übergeht (p. 73). Jene Stelle des Unterlappens, an der das „basale Längsbündel zur Taen. th." entspringt, und die ziemlich nahe der Mittelebene liegt, dürfte der Lamina perforata anterior entsprechen. Meyer hat also offenbar bei den Reptilien dasselbe Verhalten gefunden, wie es mir die Säuger zeigten. Damit stimmt auch die Angabe Edinger's

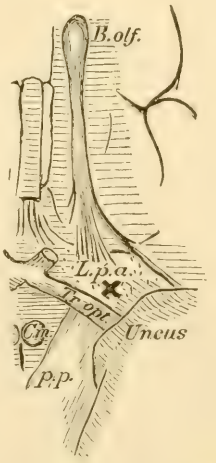



Abb. 2. Die Gegend der Lamina perf. ant. b. Menschen. (Schematisch.) *B. olf.* Bulbus olfactorius, *C. m.* Corpus mammillare, *L. p. a.* Lamina perforata anterior. × Endigungspunkt der Stria medullaris, *p. p.* pes pedunculi, *Tr. opt.* Tractus opticus.

überein (4, pag. 311), dass ein Faserstrang, der aus dem Ganglion habenulae stammt (offenbar die Stria med.), „dicht vor dem Optikus zur Vorderhirnbasis zieht, wo er sich in Gegenden auffasert, die dem caudalen Abschnitte der Riechformation angehören." Neuerdings (5, pag. 64) bestätigt Edinger, dass die Stria medullaris aus dem Mark des „Riechfeldes," das zwischen Tuber cinereum und Nucleus amygdalae liegen soll, zum grossen Teil aber sich wohl mit der Lamina perfor. anter. decken wird, und zwar aus dessen lateralen Partien stamme. Sie kreuzt dabei ein Bündel, das „wesentlich aus feinen Fasern bestehend, nach rückwärts läuft und bis in die Gegend des Corpus mammillare verfolgt werden kann. Einzelne dieser Fasern gehen noch weiter caudalwärts bis in die Gegend des Ganglion interpedunculare, vielleicht auch bis in die Schleife." Edinger hebt hervor, dass die Stria med. bei einem Hunde, dem 18 Monate vor dem Tod die ganze Hirnrinde entfernt worden war, nicht entartet war, obgleich sie dicht vor dem Gangl. haben. zufällig bei der Operation beiderseits sehr lädiert worden war. Es müssten somit die Fasern der Stria med. „im Riechfelde selbst ihre Ursprungsstätten haben." Ich sehe darin eine Bestätigung für das Enden der Stria im „Kern des basalen Längsbündels." Dafür, dass die Striafasern hier enden und nicht aus dem Bulbus olfactorius kommen, spricht auch der Umstand, dass bei einem Kaninchen, dem auf einer Seite der Riechkolben exstirpiert worden war, die Stria medullaris doch beiderseits gleich stark war und sich überhaupt nicht anders verhielt als gewöhnlich.

Die Fasern, die aus dem Innern des Thalamus kommen, der eigentliche „untere Thalamusstiel," liegen, wie Sagittalschnitte lehren, anfangs hinter der Stria med. während sie, je näher sie der Basis kommen, immer mehr an die laterale Seite der Striafasern rücken. Sie gehen dabei teilweise auch zwischen den Fasern des Hirnschenkelfusses durch und ziehen in starkem Bogen viel weiter lateralwärts als die Fasern der

Stria, ja bis in den Schläfelappen. Auf Frontalschnitten sieht man ein drittes Bündel ganz nahe der Mittellinie herabziehen und sich im Tuber cinereum verlieren. Es liegt medial vom Gewölbschenkel und verliert sich dorsalwärts im zentralen Höhlengrau. Vielleicht vereinigt es sich weiter nach hinten zu mit den Fasern des unteren Thalamusstiels, die Honegger (p. 397) als Stilus inferior internus bezeichnet hat, und die mit Fasern aus dem Chiasma opticum vereint zum Ganglion habenulae ziehen. Beim Hund[1]) sah ich eine geringe Zahl markhaltiger Fasern aus der Stria med., deren medialsten Teil sie bildeten, mit diesem dritten Bündel ins Tuber cinereum ziehen.

Sie endigen hier in einer Gegend, in welcher auch Fasern aus der Stria terminalis (Taenia semicircularis) aufhören. Dieses aus dem Nucleus amygdalae stammende Bündel tritt in seinem vordersten Verlaufsstück mit der Stria medullaris in so nahe Berührung, dass man bisher stets eine Verbindung der beiden Stränge annahm. Jung (13, pag. 24) bespricht sie eingehend und citiert auch ältere Autoren; in neuerer Zeit hat Honegger ausführlicher darüber geschrieben. Er tritt der Behauptung, dass die Taenia semicirc. Fasern in den Nucl. caudat. entsende, entgegen, lässt sie aber Fasern an das Stratum zonale thalami abgeben und vermutet, dass diese Fasern sich der Stria med. anschliessen. Er gesteht aber selbst zu, dass diese Fasern „nur auf kurze Strecke verfolgbar“ sind (p. 417). Ganser stellt diese Verbindung nicht ausdrücklich in Abrede, doch findet sich keine Stelle in seiner überaus genauen Arbeit, die vermuten liesse, dass er sie gesehen hat. Brissaud spricht nur von einem Vermengen der Taenia semicirc. mit dem unteren Thalamusstiel; vorne verliere sich erstere im Grau des Tuber cinereum.

---

1) Beim Menschen, der Maus und dem Schaf sah ich Fasern ins Tuber ciner. ziehen, doch liess sich nicht mit Sicherheit feststellen, ob sie aus der Stria med. stammten, oder bloss dem erwähnten „dritten Bündel“ angehörten.

Er meint sogar (3, pag. 444), die Taenia semicircularis erhalte keine Fasern anderswoher als von ihrem Ursprungspunkt. „L'uniformité de calibre du taenia, depuis son origine jusqu'à sa terminaison, permet d'admettre qu'il se compose de fibres longues, d'un seul tenant, sans faire escale dans les différentes régions de la masse opto-striée qu'il parcourt."

In der That konnte ich weder an Sagittal-, noch an Frontal- oder Horizontalschnitten jemals Fasern aus der Taenia semicircularis ins Stratum zonale oder Corpus striatum gehen sehen. Die Taenia verläuft in der Furche zwischen Thalamus opticus und Corpus striatum medialwärts und nach vorne, muss also am vorderen Pol des Thalamus auf die Stria medullaris stossen. Wie nun besonders Frontalschnitte (Tafel XIX/XX Fig. 5 giebt einen solchen von Vesperugo noctula wieder) lehren, kreuzen sich die beiden Bündel nur. Die Hauptmasse der Taeniafasern gelangt so ins Tuber cinereum und endigt dort, medial von der Fornixsäule und vom „basalen Längsbündel." Ein Teil der Fasern geht als hinterste Partie der Commissura anterior auf die andere Seite hinüber, wie Honegger (pag. 421) zuerst beschrieben hat, und endlich geht ein Teil zwischen den Fasern des Hirnschenkelfusses durch an die Basis und vermengt sich dabei mit den Fasern des unteren Thalamusstiels. Er endigt also lateral von der Stria medullaris.

Wir haben bisher die Verbindungen der Stria medullaris besprochen, die sie eingeht, nachdem sie die Thalamusoberfläche verlassen hat. Verfolgen wir sie nun vom vorderen Thalamuspol nach rückwärts, so fragt es sich zunächst, ob sie nicht auf dem Wege bis zum Ganglion habenulae Verbindungen eingeht. Beim Übergang von der vorderen auf die obere Thalamuswand tritt die Stria med. mit dem Nucleus anterior in Berührung; doch liegt sie nur auf ihm. Ältere Autoren glaubten, die Stria gehe auch durch den Nucl. ant., das ist aber ein Irrtum. Sie haben da entweder den unteren Thalamusstiel im Auge gehabt,

von dem thatsächlich viele Fasern durch den vorderen Kern durchgehen, etliche sogar darin enden; oder sie verwechselten diesen Kern mit dem Ganglion habenulae, welches, wie schon früher (Seite 230) erwähnt wurde, bei manchen Tieren bis ans vordere Ende des Sehhügels reicht. Auch die Teilung der Stria in zwei Bündel, die den vorderen Kern einschliessen, sei es von oben und unten oder von rechts und links, beruht auf einem Irrtum. Die Stria liegt nur oberhalb des Kerns und zwar meist etwas lateralwärts verschoben, von unten aber treten der untere Sehhügelstiel und das Vicq d'Azyr'sche Bündel in den Nucl. ant. ein. Für's freie Auge mag so der Schein erweckt werden, der Kern wäre von einer Markkapsel umgeben.

An den Nucleus anterior giebt die Stria keine Fasern ab, sie tritt auch mit dem Vicqd'Azyr'schen Bündel nicht in Verbindung. Ganser (pag. 675) und Honegger (pag. 374) beschreiben wohl eine Verbindung dieses Bündel mit dem Stratum zonale lateral vom Nucl. ant., nicht aber mit der Stria medullaris. An dicken Schnitten erweckt diese Verbindung allerdings den Verdacht, dass Fasern aus dem Stratum zonale in die Stria med. übergehen; feine Schnitte und starke Vergrösserung decken jedoch den Irrtum auf.

Wenn nun die Fasern aus dem Stratum zonale auch nicht gerade in der Schnitthöhe des Nucleus anterior mit der Stria medullaris in Zusammenhang stehen, könnten sie doch weiter rückwärts in sie einstrahlen. In der That beschreiben die meisten Autoren eine derartige Verbindung. Es sollen sich die Fasern aus dem Stratum zonale „ventral-lateralwärts an die Stria med. anlegen" und so ihren Querschnitt vermehren helfen (Honegger pag. 402); infolge dieses stetigen Faserzuwachses nehme die Stria nach hinten an Masse zu (Ganser pag. 677, Obersteiner 19, pag. 79). Ich habe niemals ein Anwachsen der Stria nach hinten zu beobachten können. Wenn die Stria vielleicht an manchen Stellen breiter erschien als weiter vorne,

so beruhte dies immer auf einer Lageveränderung der Fasern; mit der Zunahme der Breite verband sich eine Abnahme der Höhe[1]). Edinger (5, pag. 104) bezweifelt schon einen Übergang von Fasern aus dem Stratum zon. in die Stria med., wenn er sagt, dass sie nur „anscheinend" übergehen. Ich habe an keinem der von mir untersuchten Gehirne eine derartige Verbindung gesehen, Stratum zonale und Stria medullaris blieben immer vollkommen von einander getrennt.

Aber auch aus dem centralen Höhlengrau erhält die Stria medullaris keinen Zuwachs, — wenn ich von dem Seite 239 erwähnten Bündel aus dem Tuber cinereum absehe. Dieser Befund steht in Widerspruch mit den Angaben Ganser's, der (pag. 669) sagt: „Die Fasern im dorsalsten Teil des centralen Grau sind grösstenteils Passanten, und zwar sind sie a) Radiärfasern, welche der Taenia thal. opt. derselben und der entgegengesetzten Seite zustreben; b) Querfasern zwischen den hinteren Thalamuskernen beider Seiten; die einzigen Fasern, deren Ursprung ich in diesem Teile des centralen Grau finde, gehen zum Ganglion habenulae." Ferner will Ganser an Osmiumpräparaten „bei Maus und Maulwurf einen Zug markhaltiger Fasern gefunden haben, welcher zweifellos von der Taenia th. opt. einer Seite ausgeht und durch das centrale Grau über die Mittellinie streicht, wobei sich einzelne Fasern mit den gleichen der andern Seite durchkreuzen. Diese Fasern finden sich nur zwischen den vorderen Partieen beider Taeniae th. opt., — nach hinten bis zum Beginn des Ganglion habenulae." Diese Angaben sind für die Maus entschieden nicht giltig, und ich bezweifle auch, dass sie beim Maulwurf zutreffen, da die Stria med. in ihrem Verhalten überhaupt, speziell aber in den Verbindungen bei den von mir untersuchten Tierklassen fast gar

[1]) Makroskopisch mag vielleicht das von Henle (vgl. Seite 230) erwähnte Hervortreten der Stria eine Dickenzunahme gegen hinten vortäuschen.

keine Unterschiede zeigte. Es liegt offenbar ein Irrtum vor, der mir leicht erklärlich scheint. Wenn man bedenkt, dass bei den meisten Tieren die Commissura media th. opt. sehr bedeutend ist, dass sie speziell bei Nagern und Insektivoren aus einer Verklebung fast der ganzen medialen Thalamuswände hervorgeht, so begreift man, dass die Fasern der Commissura media auch sehr hoch hinauf — nahe bis zur Stria medullaris — reichen werden[1]). Wie ich glaube, hat nun Ganser derartige Fasern gesehen. Bei Tieren mit kleiner Commissura media und beim Menschen liegen diese Fasern von der Stria sehr weit entfernt, und niemand wird sie da eines Zusammenhangs mit ihr verdächtigen.

Der Fasciculus retroflexus steht ebenfalls nicht direkt in Zusammenhang mit der Stria medullaris, wie man es früher annahm. Meynert, der ihn zuerst beschrieb (17, pag. 208), lässt ihn noch „aus verschiedenen Richtungen der Gürtelschichte" Fasern beziehen, Ganser (pag. 681) und Honegger (pag. 401) sprechen nur mehr von einem Ursprung aus der Taenia thalami. Diesen Äusserungen stehen Angaben gegenüber, nach denen der Fasciculus retroflexus bloss aus dem Ganglion habenulae stammt (Edinger 5, pag. 121). So lässt Brissaud (pag. 233) den Fascic. retrofl. von der Hinterfläche des Ganglion hab. ausgehen und die Mehrzahl seiner Fasern dem „Stratum zonale dieses Ganglions" entlehnen. Kahler (bei Toldt 25, pag. 294) erwähnt, dass „nach Exstirpation des Gangl. hab. das Meynert'sche Bündel und seine Wurzel aus dem Ganglion interpedunculare atrophierten." Meine Untersuchungen haben mich davon überzeugt, dass thatsächlich keine Verbindung zwischen Fasc. retrofl. und Stria med. existiert. Auf Sagittalschnitten, die der Mittellinie nahe liegen, sieht man wohl die Fasern des Fascic. retrofl.

[1]) Frontalschnitte von Macropus giganteus zeigten, dass Fasern aus der Comm. med. unter der Stria med. durchziehen und ins Stratum zonale übergehen.

nach vorne gegen die Stria hinziehen (vgl. Tafel XIX/XX Fig. 2), oft sich sogar dicht an sie anlegen. Horizontalschnitte zeigen aber, dass diese Fasern am vorderen Ende des Ganglion habenulae enden und dessen Grenzen nicht überschreiten. Die Ausdehnung dieses Ganglions bis an den vorderen Thalamuspol bei einigen Tieren mag an dicken Sagittalschnitten den Schein hervorrufen, dass das Bündel im Thalamus ende, wie Meynert, Forel und Flechsig vermuteten. Auf Tafel XIX/XX Fig. 4 ist ein Horizontalschnitt vom Gehirn einer Maus abgebildet; da sieht man am vorderen Ende des Thalamus opticus die Stria schräg abgeschnitten, etwas von der Mittelinie entfernt. Weiter rückwärts kommt aus der Tiefe der Fasciculus retroflexus, dessen Fasern zum grossen Teil quer getroffen sind; einen Teil sieht man gerade vorwärts verlaufen längs der medialen Seite des (durch blasseres Rot kenntlichen) Ganglion habenulae und nach vorne zu sich verlieren. Auf den allernächsten Schnitten verschwinden diese Fasern schon vollständig. Einige Fasern, die mehr lateral liegen, ziehen eine Strecke weit nach vorne und biegen dann nach der Mitte ab, um im Innern des Ganglion zu endigen. Der Fasciculus retrofl. geht aus der unteren Hälfte des Gangl. hab. hervor und zwar hinten vorwiegend aus deren lateralen, vorne aus deren medialen Anteilen.

Flechsig (7, pag. 13) erwähnt noch einen Ort, von wo der Fasciculus retrofl. Fasern beziehen soll, nämlich die Zirbel. Ihm schliesst sich Honegger an, der „den hinteren Schenkel des Fasc. retrofl.," der einen Teil des „lateralen Schenkels" bildet, direkt in den Pedunculus conarii übergehen lässt. Auch dieser Irrtum ist wohl durch dicke Schnitte hervorgerufen, die mir selbst anfangs eine solche Verbindung vorspiegelten. Fasciculus retroflexus und Pedunculus conarii liegen aber nur nebeneinander im Gangl. haben. Ein wirkliches Hervorgehen aus der Zirbel sah ich nur bei Macropus giganteus, wo einige Fasern ein Stück weit in die Zirbelsubstanz hineingingen; hier waren

aber Zirbel und Ganglion habenulae nicht deutlich gegen einander abgegrenzt.

Im Ganglion habenulae entspringt ein grosser Teil der Stria medullaris (vgl. Tafel XIX/XX Fig. 2), und nicht wie Honegger meint bloss, „wenn überhaupt Fasern, die von vorne her kommen, sich ins Ganglion einsenken, eine Minderzahl derselben." (pag. 401.) Diese Striafasern gehen aus der oberen Hälfte des Ganglion hervor und zwar in überwiegender Mehrzahl aus dem medialen Anteil derselben. Über und teilweise durch den lateralen Anteil zieht derjenige Teil der Stria medullaris, der direkt in die Pedunculi conarii übergeht.

Die Pedunculi conarii (Zirbelstiele) verknüpfen, wie die meisten Autoren annehmen, die Zirbel mit dem Thalamus, sie sind ein Faserstrang, der vom Trigonum habenulae zum vorderen Rand der Zirbel zieht und sich in der Mittellinie mit dem der andern Seite vereinigt, so dass die „Zirbelkommissur" zustande kommt (Schwalbe 24, pag. 473). Andere verstehen freilich darunter die Anheftung der Zirbel an Thalamus und Vierhügel (Henle 11, pag. 147). In diesem Sinn spricht Serres[1]) von vorderen und hinteren Zirbelstielen, eine Bezeichnung, die von Ehlers (6) und Hagemann (10) acceptiert wird. Brissaud spricht gar von drei Zirbelstielen (3, pag. 264), wobei er allerdings nur Sappey's Beispiel folgt (22, tome III pag. 76).[2]) Der vordere Stiel ist der eigentliche Zirbelstiel, der hintere Stiel ist der oberste Anteil der Commissura posterior. Dadurch, dass man beides als Zirbelstiel bezeichnete, wurde wohl der Irrtum hervorgerufen, dass eine Verbindung zwischen Stria med. und Commissura posterior

---

[1]) Anatomie comparée du cerveau, Tom. I. 158, citiert bei Hagemann 10, pag. 431.

[2]) Der dritte Stiel dürfte Fasciculus retrofl. sein (nach Brissauds Schema 121), der auf dem makroskopischen Bild ganz gut mit dem Pedunculus conarii zusammenhängend erscheinen kann.

durch die Zirbel bestehe.[1]) Pawlowsky hebt schon 1874 in seiner Arbeit über den Faserverlauf in der hinteren Kommissur ausdrücklich hervor, dass die Fasern aus der Gürtelschicht des Thalamus (das wäre aus der Stria medullaris) und vom Ganglion habenulae nicht in die hintere Kommissur übergehen. Auch Ganser (pag. 680) und Honegger (pag. 403) leugnen einen Zusammenhang zwischen Pedunculus conarii und Commissura posterior, was ich nach meinen Untersuchungen ebenfalls als richtig ansehen muss.

Die hintere Kommissur steht aber gleichwohl mit der Zirbel in Verbindung, und zwar mit der hinteren, resp. unteren Hälfte, der sog. Lamina conarii. Bei Tieren, die einen wohl ausgebildeten Recessus pinealis haben, ist dies am deutlichsten zu sehen. Tafel XIX/XX Fig. 3. zeigt den Zusammenhang zwischen Comm. post. und Zirbel an einem sagittalen Schrägschnitt. Die markhaltigen Fasern, welche zum grösseren Teil in den unteren, lateralen Partieen der Zirbel enden, bilden auf Frontalschnitten den obersten, im Verhältnis zur übrigen Kommissur sehr geringen Teil der hinteren Kommissur. Auf Schnitten, die sich dem Ganglion habenulae nähern, gehen diese Fasern allmählich in

---

[1]) Darkschewitsch hat im Neurol. Centralblatt von Mendel 1886 (citiert bei Honegger pag. 403, vgl. auch Obersteiner pag. 357 und Toldt pag. 296) eine Verbindung dieser Art beschrieben, und zwar sollen Fasern aus dem Tractus opticus „durch die Pedunculi conarii zur Zirbeldrüse gelangen und weiterhin durch den ventralen Teil der hinteren Kommissur den Oculomotoriuskern erreichen und die reflektorische Pupillarreaktion vermitteln." Nach Mendel's Untersuchungen (Sitzber. der Berliner medizin. Gesellsch. Berl. klin. Wochenschr. Nr. 47, 1889) endigen freilich die Pupillarfasern des Tractus opt. im Gangl. hab. Honegger hält (vgl. Seite 232) die Fasern seines „Stilus inferior internus" dafür. Diese Ansicht gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man erwägt, dass Edinger bei „Amphibien, Reptilien und Fischen eine besondere Wurzel des Opticus entdeckte, welche an der Hirnbasis aus einem dem Corp. mammillare entsprechenden Ganglion entsteht (diese Wurzel beschrieb Bogrow beim Menschen), und dass dieses Ganglion mit dem Gangl. hab. in Zusammenhang steht." (Bechterew 1, pag. 78.) Wie letztere Verbindung stattfindet, sagt er leider nicht.

Querschnitte über. Sagittalschnitte zeigen bei vielen Tieren, dass diese Fasern im Verlauf von den übrigen Fasern der Comm. post., die zumeist von unten und der Seite her kommen, abweichen, und dass sie von vornher aus dem Thalamus kommen. Bei Canis familiaris und Felis domestica hatte ich den Eindruck, dass sie aus dem Ganglion habenulae hervorgingen und zwar aus dessen lateralsten hintersten Anteilen. Beim Menschen ist die Trennung des Pedunculus conarii von der Commissura posterior nicht so scharf wie bei den Tieren, auch hier sieht man aber, dass die Fasern, welche die oberste Schichte der hinteren Kommissur bilden und in die Zirbel gehen, direkt aus dem Thalamus kommen. Genaue Beobachtung zeigt, dass diese Fasern von dem Pedunculus conarii durch einen dünnen Streif grauer Substanz geschieden sind.

Die vordere, resp. obere Hälfte der Zirbel (Lamina pedunculorum) verbindet sich mit den Zirbelstielen, die immer eine Strecke weit senkrecht gegen die Basis der Zirbel verlaufen, ehe sie umbiegen und die sog. „Zirbelkommissur" bilden. Nur diese kann man somit als einen „queren Faserstrang" bezeichnen, nicht aber die Zirbelstiele, wie Honegger (pag. 404) es thut. Die Zirbelkommissur, auch Commissura thalami superior, Commissura habenularis genannt (Edinger 5, pag. 44) fand sich bei allen von mir untersuchten Gehirnen vor und lässt sich durch die ganze Tierreihe hindurch nachweisen; es ist also sehr befremdend, dass einzelne Autoren ihre Existenz in Abrede stellen. So lässt Luys[1]) die Zirbel aus zwei getrennten Hälften bestehen, Meynert (16, pag. 743) wiederholt diese Angabe, Henle (pag. 147) meint, die beiden Pedunculi conarii flössen in der Mitte „vielleicht" zusammen, und auch Ehlers (pag. 627) acceptiert eine solche Trennung. Wahrscheinlich ist den genannten Forschern die Zirbel abgerissen, was sehr leicht geschehen kann, und sie sahen,

1) Recherches sur le système nerveux. 1865, pag. 260.

wie Krause (14, pag. 296) treffend bemerkt, wohl nur den Querschnitt der Pedunculi vor sich.

Bei genauer Prüfung der Zirbelkommissur und der Pedunculi conarii fand ich (speziell an den Gehirnen der Maus und des Meerschweins), dass diese Faserzüge aus zwei Schichten bestehen, die stets deutlich voneinander getrennt sind. Abb. 3 (a—f) zeigt ihren Verlauf. Sie liegen in der Kommissur als zwei querverlaufende Bündel übereinander, und daher bezeichne ich sie als „obere und untere Schichte der Zirbelkommissur." Im Pedunculus conarii, wo man Querschnitte von Fasern sieht, rückt die untere Schichte allmählich immer mehr lateralwärts, bis sie endlich im Ganglion habenulae, oder besser gesagt: auf demselben, völlig lateral von der oberen Schichte liegt. Auf Frontalschnitten sieht man, wie dieses Bündel (I) anfangs — bis gegen die Mitte des Gangl. hab. — immer schmäler wird, wie Fasern aus ihm abgehen und sich im Ganglion verlieren; dann nimmt es nach vorne hin stark zu. Wie Sagittalschnitte zeigen, beruht das Schmälerwerden darauf, dass Fasern aus dem Pedunculus conarii abgegeben werden; das sind also Fasern, die aus dem Ganglion nach rückwärts laufen. Das Dickerwerden beruht darauf, dass Fasern, die im Gangl. haben. wurzeln und nach vornehin ziehen (d. i. die Wurzel der Stria med. aus dem Gangl. hab.), sich den Fasern aus dem Ped. conarii anschliessen. Die obere Schichte giebt also von dem Momente an, in dem sie das Gangl. haben. betritt, stetig Fasern ab, deren Verlauf nach vorne unten gerichtet ist. Diese Fasern enden im oberen medialen hinteren Teil des Gangl. habenulae[1]). Nur ein Teil der Fasern aus der oberen Schichte, gewöhnlich die am meisten lateral gelegenen, gelangt direkt in die Stria medullaris. Die untere

[1]) Forel (pag. 39) bezweifelt, dass Fasern des Ped. conar. aus dem Gangl. haben. hervorgehen. Brissaud ist gleicher Ansicht, wenn er (pag. 226) sagt, das G. hab. heisse deshalb so, weil dort die Habenula conarii „semble y prendre naissance".

Schichte der Zirbelkommissur geht aber, ohne Fasern an das Gangl. haben. abzugeben, vollständig in die Stria über. In

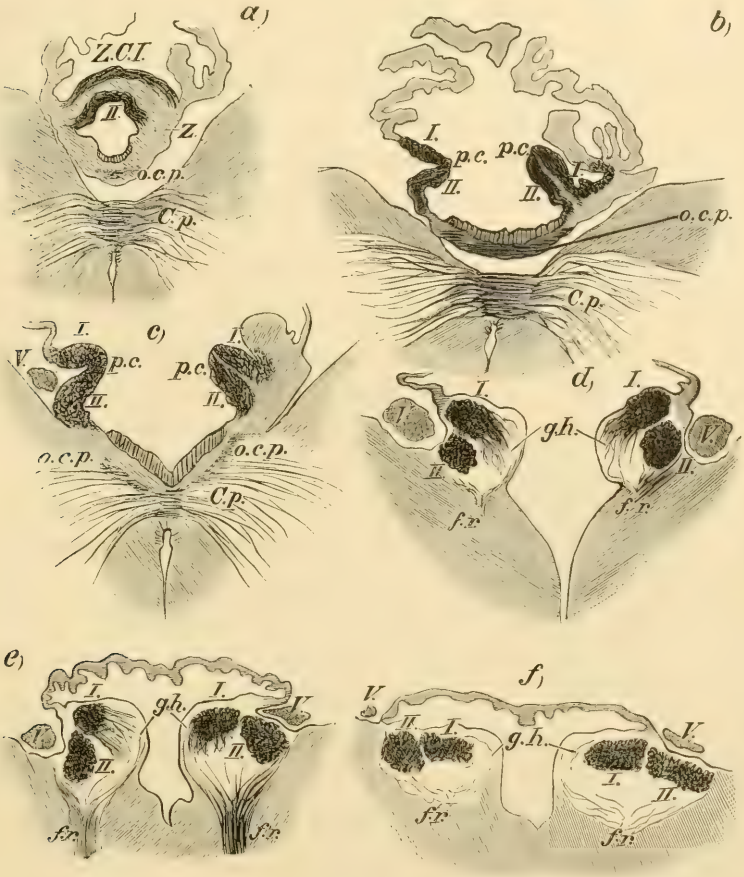



Abb. 3. Frontalschnitte durch die Zirbelkommissur u. Pedunc. conarii vom Meerschwein. *a.* liegt nahe dem hintersten Ende der Zirbel, *f.* liegt nahe dem vorderen Ende des G. habenulae.

*Z. C.* Zirbelkommissur, *I.* obere und *II.* untere Schichte derselben, *Z.* Zirbel, *o. c. p.* oberster Teil der Commissura posterior (*C. p.*), *p. c.* Pedunculus conarii, *V.* Vene, seitlich vom Ped. conar. u. Ganglion habenulae (*G. h.*), *f. r.* Fasciculus retroflexus.

ihrem Verlauf kreuzt sie die hintere, vorwiegend laterale Wurzel des Fasciculus retroflexus; dieses Verhalten gab zu

dem Irrthum Anlass, der fasc. retrofl. beziehe Fasern aus dem Pedunc. conarii.

Am vorderen Ende des Gangl. haben. legen sich die beiden Bündel so eng aneinander, sie verlöten förmlich, dass man sie im weiteren Verlauf nicht mehr deutlich trennen kann. Leider kann ich daher darüber keinen Aufschluss geben, ob beide Bündel oder nur eines und welches von ihnen mit dem Fornix in Verbindung tritt, beziehungsweise im „Kern des basalen Längsbündels" endet.

Aus der oberen Schichte der Zirbelkommissur wird eine geringe Zahl von Fasern[1]) an die oberen, lateralen Partieen der Zirbel abgegeben. Nach Hagemann (pag. 438) stehen sie hier auch mit Ganglienzellen in Verbindung. Bisweilen[2]) entsendet die obere Schichte auch einige Fasern in die Tela chorioidea, worauf schon Henle aufmerksam machte. Ehlers (pag. 627) bezeichnet dies als das nach der Enwicklungsgeschichte normale Verhalten. Vielleicht haben wir in diesen Fasern einen Rest des von Béraneck (2) erwähnten Nerven vor uns, der bei Lacertaembryonen aus dem Parietalorgan kommt und vor der Zirbel herabzieht.

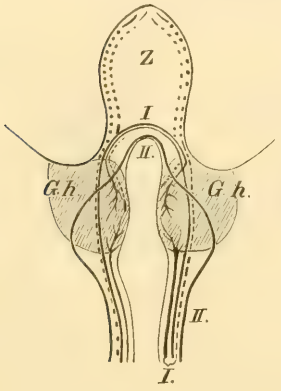



Abb. 4. Schema des Faserverlaufs in der Zirbelkommissur. *I.* obere u. *II.* untere Schichte der Zirb.-Komm., *Z.* Zirbel, *G. h.* Gangl. haben.

Abb. 4 giebt ein Schema des Faserverlaufs in der Zirbelkommissur. In der oberen (auf der Abb. hinteren) Schichte I finden wir Fasern, die aus dem Ganglion habenulae einer Seite

[1]) Ganser ist entschieden im Irrtum, wenn er meint, dass alle Fasern der Ped. con. in der Zirbel endigen (pag. 680), und Hagemann übertreibt, wenn er von „starken Zügen" spricht, „in denen die Fasern in die Drüse eintreten".

[2]) Ich sah dies nur bei der Maus.

kommen und in die Stria der anderen Seite gehen, wie dies Edinger (4, pag. 311) bei den Reptilien nachgewiesen hat. Ferner finden wir hier Fasern, die aus dem Gangl. hab. zur Stria derselben Seite ziehen. Punktiert sind die aus der oberen Schichte zur Zirbel abgehenden Fasern, deren Ursprung nicht sicher festgestellt werden konnte. Die untere Schichte (II) giebt keine Fasern ab und verknüpft also entweder die beiden Kerne der basalen Längsbündel untereinander oder ein Ammonshorn der einen Seite mit dem Kern des basalen Längsbündels der anderen Seite.

Die von Ganser (pag. 678) aufgeworfene Frage, ob die Zirbel nicht ein unpaarer Teil des Ganglion habenulae sei, lässt sich auf rein anatomischem Wege, ohne Zuhülfenahme der Entwicklungsgeschichte, nicht entscheiden. Etwas Wahrscheinlichkeit ist der Behauptung nicht abzusprechen, denn ausser der von Ganser und Meynert (18, pag. 82) hervorgehobenen Gleichartigkeit der Ganglienzellen der beiden Gebilde nach Gestalt und Gruppierung findet man auch noch, dass die beiden Ganglien oft ohne scharfe Grenze direkt in die Zirbel übergehen (Macropus giganteus, Ovis aries, Vesperugo noctula und nach Ganser der Maulwurf).

Wir haben somit gesehen, dass die Stria medullaris in Verbindung steht:

1. mit dem Fornix, resp. dem Ammonshorn nur einer oder beider Seiten;
2. mit dem Kern des basalen Längsbündels, resp. der Lamina perforata anterior;
3. mit dem Tuber cinereum medial von der Lamina perf. ant., aber wohl noch im Riechfeld;
4. mit dem Ganglion habenulae beider Seiten;
5. mit der Zirbel. (Vgl. Tafel XIX/XX Fig. 6.)

Diese Verbindungen drängen von selbst zu der Annahme, dass die **Stria medullaris „zum Mechanismus des Riechapparates“**

gehört, wie schon Edinger hervorgehoben hat. Da wir in der Zirbel das Rudiment eines ehemaligen Sehapparates (Béraneck) vor uns sehen, das Ganglion habenulae jedenfalls mit Fasern des Tractus opticus — auf welchem Wege immer — in Zusammenhang steht, möchte ich die Stria medullaris aber nicht als einfaches Projektionsbündel des Riechsystems auffassen, sondern ihr eher **die Aufgabe** zuschreiben **Geruchs- und Gesichtscentrum zu verknüpfen.**

---

Zum Schlusse möchte ich mir noch einige Bemerkungen über die von mir angewandte Färbungsmethode erlauben. Im Grunde genommen ist es das von Pal modifizierte Verfahren Weigerts, wie es seit Jahren in Wien geübt wird; da ich jedoch im Laufe der Zeit einige Änderungen im Gebrauch angebracht habe, sehe ich mich genötigt, die ganze Prozedur zu erwähnen.

Die Härtung geschah in Müller'scher Flüssigkeit und zwar fand ich es sehr vorteilhaft, die Flüssigkeit in den ersten acht Tagen — bei grösseren Objekten auch noch längere Zeit — täglich zu erneuern und auch die nächste Zeit noch öfters zu wechseln, was auch Edinger neuerdings für wichtig erklärt (5, pag. 206). Versäumt man dies zu thun, so ist die Härtung keine gleichmässige; im Innern ist das Objekt schlecht oder gar nicht gehärtet. Erhöhte Temperatur anzuwenden zeigte sich mir nicht vorteilhaft, trug auch nicht zur Abkürzung der Härtungsdauer bei, die auch dann einen Monat beträgt für Stücke von der Grösse eines Kubikcentimeters, für grössere mehr.[1]) Das Auswaschen, ehe man die Objekte in Alkohol nachhärtet, ist nach meinen Erfahrungen nachteilig, wenn man nach Weigert färben will. Beabsichtigt man nach anderer Methode zu färben, so mag man immerhin auswaschen, übrigens fallen die über-

---

1) Für ein ganzes Gehirn von Macropus giganteus brauchte ich acht Wochen.

schüssigen Chromsalze ohnehin im Alkohol aus. Nach dem 70%igen Alkohol, in dem die Stücke beliebig lang bleiben können (ich liess sie ohne Nachteil oft nur 24 Stunden darin), wobei man aber gut thut, sie nach der Angabe H. Virchow's vor dem Licht zu schützen, folgt die Einbettung in Celloidin.

Die Hämatoxylinfärbung kann man nun in verschiedener Weise ausführen, nämlich entweder vor dem Schneiden oder nach Anfertigung der Schnitte. Das Letztere ist umständlicher, doch kommt man um ein paar Tage früher ans Ziel, ein Vorteil, der freilich nicht sehr ins Gewicht fällt, wenn man bedenkt, dass die Härtung ohnedies schon wochenlang dauert.

Darkschewitsch hat seinerzeit [1]) eine Methode angegeben, Schnittserien bei der Bearbeitung in ihrer Reihenfolge zu bewahren. Noch ehe ich diese Mitteilung kannte, kam ich auf eine ähnliche Idee, zu der mir die Anwendung des Closetpapiers bei Anfertigung der Collodiumschnittbänder nach Weigert den Anlass gab. In einer flachen viereckigen Schale bedecke ich den Boden mit entfetteter Baumwolle und befeuchte sie mit 70%igem Alkohol. Darüber lege ich ein Stück Filtrierpapiers, das genau die Grösse der Schale hat. Auf dieses Papier übertrage ich vom Mikrotom mit dem Pinsel und der Präparatschaufel (bei grösseren Schnitten verwandte ich mit Vorteil feuchte Fliesspapierstreifen, die durch Karton steif gehalten werden) die Schnitte und breite sie dort aus. Ich lege sie neben einander, so dass sie in Zeilen wie in einem Buche geordnet sind. Ist ein Blatt gefüllt, so decke ich ein zweites darüber, das vorher numeriert wurde, und das nun durch sanftes Streichen mit den Fingern gut an das darunterliegende angedrückt wird, u. s. f. bis das Objekt zu Ende geschnitten ist. Die letzte Lage bedecke ich mit Filtrierpapier und giesse Alkohol darauf, wenn ich nicht sofort färben will. Das Andrücken des Papiers ge-

[1]) Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie Bd. VI, pag. 43.

schieht, damit die einzelnen Lagen sich nicht von einander abheben können, die Schnitte nicht in der Flüssigkeit herumschwimmen und in Unordnung geraten. So aber bleibt die Reihenfolge gewahrt, und die Schnitte halten sich, wenn man die Schale gut zudeckt, so lange man will. Auch wenn man keine vollständige Schnittserie anfertigen oder aufbewahren will, ist das Verfahren praktisch, da man sich jeden beliebigen Schnitt aussuchen und die andern dann vernichten kann. Für lückenlose Serien hat es mir sehr gute Dienste geleistet, während ich mit den von Weigert angegebenen Kollodiumschnittbändern keine guten Erfolge hatte, da das Kollodium niemals an allen Stellen gleich dick aufgetragen werden kann, und man so leicht im Präparat Stellen bekommt, die sich nicht so gut differenzieren als die andern.

Zur Färbung hebe ich nun ein Blatt Filtrierpapier herunter, lege es in eine andere Schale (ohne Baumwolle) und decke es mit einem gleich grossen Stück Filtrierpapier zu. Beide sind feucht und werden durch Streichen mit dem Finger fest aneinander gepresst. Nun giesse ich die Weigert'sche Hämatoxylinlösung:

| | |
|---|---|
| Hämatoxylin | 1,0 |
| 95%ig. Alkohol | 10,0 |
| Aqua dest. | 90,0 |

darauf und füge jetzt erst ein paar Tropfen einer kalt gesättigten Lösung von Lithion carbonicum zu. Dann stelle ich die Schale etwa 10 Minuten bis 1/4 Stunde auf das gelinde siedende Wasserbad. Die Färbung ist geschehen. Nun giesse ich die Hämatoxylinlösung ab, hebe vorsichtig das obere Papier herunter und spüle nun der Reihe nach jeden Schnitt in Aqua dest. ab. Darauf folgt die Differenzierung nach Pal.[1]) Alle

[1]) Dr. Kaiser hat in Bd. IX der Zeitschr. für wissensch. Mikroskopie ein ähnliches Schnellverfahren der Weigert'schen Hämotoxylinfärbung angegeben; dieses wurde aber an der Klinik Meynert schon lange Zeit vorher geübt.

Angaben darüber, wie lange die Schnitte in Kalium hypermang. und Oxsalsäure bleiben sollen, sind unbrauchbar; man muss vielmehr die Schnitte stets kontrolieren und in der 1/4 %igen Lösung von Kaliumpermanganat so lange lassen (sehr gut ist es, die Schnitte dabei mit der Präparatschaufel herumzuschwenken), bis die graue Substanz schön rostfarben, die weisse Substanz chokoladebraun geworden ist; dann folgt Abwaschen in Wasser. In der Säure (Oxsalsäure 1,0, Kalium sulfuros. 1,0, Aq. dest. 200,0) müssen die Schnitte so lange bleiben, bis die graue Substanz gelblichweiss geworden ist; das kann Sekunden, aber auch Minuten dauern, und bisweilen muss man die ganze Prozedur (Kal. hyperm. — Aqua — Oxalsäure) wiederholen. Hierauf muss gut in Aqua dest. abgespült werden; dann kommt Alkohol, Alkoh. absolut., Xylol[1]), Damar.

Der Vorteil dieses Verfahrens liegt darin, dass man ohne die Reihenfolge zu stören eine grosse Reihe von Schnitten auf einmal färben kann, und dass man dazu nur minimale Mengen der keineswegs billigen Hämatoxylinlösung braucht; eine Ersparnis, die namentlich bei gering dotierten oder Privatlaboratorien ins Gewicht fällt.

Da mir auch das noch zu mühsam erschien, versuchte ich ein in Celloidin eingebettetes Mausgehirn in toto zu färben. Der Versuch gelang vollständig und ich wandte diese Färbemethode noch sehr oft an. Ich färbte Stücke von 1—2 cm Seitenlänge, und zwar liess ich in der noch nicht mit Lithion carbonicum versetzten Hämatoxylinlösung die kleineren 8, die grösseren 14 Tage liegen. Da man nach der Färbung nur einen schwarzblauen Block vor sich hat, ist es gut, die Schnittrichtung vorher sich genau zu bezeichnen. Man schneidet — nach einem kurzdauernden Abspülen in Alkohol — auf dem

1) Am besten bewährte sich mir das von Urban-Weigert angegebene Karbolsäure-Xylol (Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie Bd. III, pag. 480).

Mikrotom so wie sonst (am besten mit 95%igem Alkohol), breitet die Schnitte in der angegebenen Weise auf Filtrierpapier aus und kann dann sofort die Differenzierung beginnen. Nur ist es gut, die Schnitte für einige Augenblicke in die kalt gesättigte Lösung von Lithion carbonicum einzutauchen, ehe man sie in die Lösung von Kalium hypermanganicum giebt.

Man kann auch das Gehirn zuerst in Hämatoxylin färben und dann in Paraffin einbetten. Man schneidet nun trocken, klebt mit Nelkenöl-Kollodium die Schnitte auf den Objektträger und differenziert dann. Gute Resultate sind jedoch hierbei nicht so sicher, da jeder Schnitt individualisiert sein will. Ich glaube, dass dabei die verschiedene Zahl von Nervenfasern, die jeder Schnitt enthält, eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Darum muss der eine länger, der andere kürzer in den verschiedenen Lösungen verweilen.

---

Bevor ich die vorliegende Studie aus der Hand gebe, drängt es mich noch, meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Prof. Zuckerkandl, meinen Dank auszusprechen für das warme Interesse, mit dem er dem Fortgang meiner Arbeiten gefolgt ist.

---

Wien, im Dezember 1893.

# Verzeichnis der im Text citierten Litteratur.


1. Bechterew, W. von, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, Übersetz. von J. Weinberg. Leipzig 1894.

2. Béraneck, Ed., L'individualité de l'oeil pariétal. Anat. Anzeiger, VIII. Jahrg., Nr. 20, 1893.

3. Brissaud, E., Anatomie du cerveau de l'homme. Paris 1893.

4. Edinger, L., Vergl. entwickelungsgesch. u. anatom. Studien im Bereiche der Hirnanatomie. 3. Riechapparat und Ammonshorn. Anat. Anzeiger, VIII. Jahrg., Nr. 10 u. 11, 1893.

5. Edinger, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere. 4. Aufl., Leipzig 1893.

6. Ehlers, E., Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XXX. Suppl., 1878.

7. Flechsig, P., Plan des menschlichen Gehirns. Leipzig 1883.

8. Forel, A., Beiträge zur Kenntnis des Thal. opt. und der ihn umgebenden Gebilde bei den Säugetieren. Sitzungsber. der kais. Akad., Bd. 66, Wien 1872.

9. Ganser, S., Vergl. anatom. Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morphol. Jahrbuch, Bd. VII, 1882.

10. Hagemann, G., Über den Bau des Conarium. Archiv. f. Anat. Physiol. etc. v. Reichert u. Du-Bois-Reymond. Jahrg. 1872.

11. Henle, J., Handbuch der Nervenlehre des Menschen. 2. Aufl. Braunschweig 1879.

12. Honegger, J., Vergl. anatom. Untersuchungen über den Fornix. Recueil zool. suisse. Bd. V, 1890.

13. Jung, K. G., Über das Gewölbe im menschl. Gehirne. Basel 1845.

14. Krause, W., Die Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1884.

15. Meyer, Ad., Über das Vorderhirn einiger Reptilien. Z. f. wissensch. Zool., Bd. 55, 1892.

16. Meynert, Th., Vom Gehirne der Säugetiere. Strickers Handbuch d. Lehre von d. Geweben. II. Bd., Leipzig 1872.

17. Meynert, Th., Neue Untersuchungen über Grosshirngangl. u. Gehirnstamm. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. Bd. VII, Wien 1879.

18. Meynert, Th., Psychiatrie. Wien 1884.

19. Obersteiner, H., Anleitung b. Studium d. Baues d. nervös. Centralorgane. Wien 1892.

20. Pawlowsky, A., Über den Faserverlauf in d. hint. Gehirnkommissur. Z. f. wissensch. Zool. Bd. 24, 1874.

21. Rauber, Aug., Lehrbuch d. Anat. d. Menschen. 4. Aufl. von Quain-Hoffmann's Anat., II. Bd., 2. Abt. Leipzig 1894.

22. Sappey, Ph. C., Traité d'Anatomie descriptive. 2. Aufl., Paris 1871.

23. Schnopfhagen, F., Beiträge zur Anatomie des Sehhügels etc. Sitzungsber. d. kais. Akad., Bd. 76, Wien 1877.

24. Schwalbe, G., Lehrbuch d. Neurologie. Erlangen 1881.

25. Toldt, C., Lehrbuch d. Gewebelehre. (Mit einer topograph. Darstellung des Faserverlaufes im Centralnervensystem von O. Kahler.) Stuttgart 1888.

26. Zuckerkandl, E., Normale u. pathol. Anatomie d. Nasenhöhle und ihrer pneum. Anhänge. Wien 1893.

# Erklärung der Abbildungen

auf Tafel XIX/XX.

Fig. 1. Schrägschnitt durch das Gehirn einer Ratte. Die Schnittebene hält zwischen sagittal und frontal die Mitte.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch das Gehirn einer Maus.

Fig. 3. Sagittaler Schrägschnitt durch das Gehirn eines Meerschweins. Die Schnittebene entfernt sich nach der Hirnbasis zu von der Mittellinie und ist parallel dem Verlauf der Stria med., wie ihn Fig. 1 darstellt.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch das Gehirn einer Maus.

Fig. 5. Frontalschnitt durch das Gehirn einer Fledermaus.

Fig. 6. Schema des Verlaufs der Stria medullaris, mit Benützung des von Edinger (5, pag. 65) gegebenen Schemas.

*B. L.* u. *bas. Lgsb.* basales Längsbündel, resp. Kern desselben.
*C. A.* Commissura anterior.
*C. Am.* Ammonshorn.
*C. c.* Corpus callosum.
*c. forn.* corpus fornicis + psalterium.
*col. forn.* columna fornicis.
*corp. mam.* corpus mammillare.
*c. p.* commissura posterior.
*f.* fornix, resp. psalterium.
*f. hipp.* fasciculus hippocampi Zuckerkandl's.
*f. r.* fasciculus retroflexus.
*g. h.* ganglion habenulae.
*K. b. L.* Kern des basalen Längsbündels (Ganser).
*ocp.* oberste Schichte der Commissura posterior.
*opt.* Opticus.
*ped. mam.* pedunculus corporis mammillaris.
*p. p.* pes pedunculi.
*R. b.* Riechbündel des fornix.
*str.* u. *str. med.* stria medullaris.
*str. term.* stria terminalis (taenia semicircularis).
*Th.* Thalamus.
*Tub. cin.* tuber cinereum.
*u. s.* unterer Thalamusstiel.
*V. A.* Vicq d'Azyr'sches Bündel.
*Z.* Zirbel.
*Z. C.* Zirbelcommissur.

# ZUR

# EIREIFUNG BEI COPEPODEN

VON

**Dr. JOHANNES RÜCKERT,**

PROFESSOR AN DER TIERÄRZTLICHEN HOCHSCHULE IN MÜNCHEN.

*Mit 39 Abbildungen auf Tafel XXI/XXII, XXIII/XXIV, XXV.*

## A. Über den jetzigen Stand der Reduktionsfrage.

Nachdem heutigen Tages von der Mehrzahl der Forscher das Chromatin als der Träger der erblichen Eigenschaften angesehen wird, ist das Interesse begreiflich, welches man der vor der Befruchtung stattfindenden Reduktion dieser wichtigen Substanz augenblicklich zuwendet. In ununterbrochener Folge drängen sich die Arbeiten, in welchen diese Tagesfrage erörtert, oder doch wenigstens gestreift wird. So verschieden die Resultate der Forscher im einzelnen sein mögen, in der einen, schon von van Beneden (1) erkannten, grundlegenden Thatsache stimmen alle überein: dass in den reifen, befruchtungsfähigen Geschlechtskernen die Zahl der Chromosome auf die Hälfte der für die Species üblichen Normalzahl herabgesetzt ist, um sich bei der Kopulation der Vorkerne wieder zu der vollen Zahl zu ergänzen. Die Bedeutung, welche dieser Reduktion zukommt, wird freilich von den einzelnen Forschern in sehr verschiedener Weise beurteilt, je nach der Vorstellung, welche dieselben von dem Wesen des Chromatins und der Chromosomen haben.

Wer die letzteren als selbständige Teile des Kerngerüstes ansieht, die auch während des Zustandes der Kernruhe erhalten bleiben, wer sie als „Individuen" betrachtet, der wird mit Boveri in der Reduktion ein Mittel sehen, um eine Verdoppelung der Chromosomenzahl, die sonst bei der Kopulation der Vorkerne auftreten müsste, zu verhindern. Eine einmalige Verdoppelung

würde allerdings von wenig Belang sein. Da sie sich aber mit jeder neuen Generation wiederholen würde, so müsste die Zahl der Chromosomen bei einer Species bald ins Ungemessene anwachsen. Dass dies nicht geschieht, dass sie vielmehr für jede Tierform konstant bleibt, ist eine Folge der Reduktion. Dies Räsonnement ist so einleuchtend, dass niemand den Versuch gemacht hat, dem Reduktionsvorgang diese ihm vindizierte Bedeutung abzusprechen.

Indessen wird doch von einigen Forschern, so namentlich von O. Hertwig, auf die Halbierung der Chromosomenzahl weniger Nachdruck gelegt, als vielmehr auf die gleichzeitig stattfindende Herabminderung der Chromatin-Masse auf die Hälfte. Nach Hertwig sind die Chromosomen keine selbständigen, die Kernruhe überdauernden Bildungen, keine „Individuen", sondern nur vorübergehende Formationen des Chromatins, welche während der Mitose auftreten, um sich schon in der nächsten Ruheperiode im Gerüste des Kernes wieder aufzulösen. Auch bei der Befruchtung findet dementsprechend nach Hertwig eine völlige Verschmelzung des väterlichen und mütterlichen Chromatins statt. Es ist klar, dass von diesem Standpunkt aus nur die Massenreduktion des Chromatins einen Sinn hat, während die von Boveri in den Vordergrund gestellte Zahlenreduktion der Chromosomen mehr nebenher laufen würde und, ohne das Wesen des Vorgangs zu alterieren, auch fortfallen könnte. O. Hertwig lässt nun seine Reduktion in Übereinstimmung mit Platner (24) dadurch zustande kommen, dass zwischen den beiden letzten Teilungen der reifenden Geschlechtszellen — ich will sie von jetzt ab Reifungsteilungen nennen — das Ruhestadium, in welchem das Chromatin durch Stoffaufnahme seine Masse zu verdoppeln pflegt, in Wegfall gerät. Dadurch kann aber, wie Boveri mit Recht bemerkt, nur die Herabminderung der Masse, nicht aber die gleichzeitige Halbierung der Zahl erklärt werden.

Von den beiden eben skizzierten Anschauungen ist wohl zu

Bückert del.
Lith. Anst. v. C. Voigt Göttingen.

Verlag v. J. F. Bergmann Wiesbaden.

unterscheiden der von Weismann in die Wissenschaft eingeführte Reduktionsbegriff. Weismann hat das Verdienst, durch seine genialen Spekulationen die Reduktionsfrage angeregt und in stetem Fluss erhalten zu haben. Von rein theoretischen Betrachtungen ausgehend hat er schon zu einer Zeit, in der das vorhandene Beobachtungsmaterial den thatsächlichen Vorgang noch nicht genügend beurteilen liess, eine „Reduktion" für das Kernmaterial der Geschlechtszellen postuliert. Dieselbe sollte in der Beseitigung einer Hälfte der jeweils im Kern vorhandenen Ahnenplasmen oder Iden bestehen, jener hypothetischen Einheiten des Keimplasmas, die er neuerdings in den Mikrosomen der Chromatinfäden verwirklicht zu sehen glaubt. Er nimmt an, dass die Ausschaltung der Ahnenplasmen durch die Reifungsteilungen[1]) der Keimzellen (Richtungsteilungen der Eier) bewirkt wird in der Weise, dass die halbe Zahl der Chromosomen in den einen, die halbe Zahl in den andern Tochterkern wandert. Eine solche Art der Teilung würde sich fundamental von der gewöhnlichen Mitose unterscheiden. Bei der letzteren spalten sich die Chromosomen der Länge nach, und rückt je eine Spalthälfte an den einen, die andere an den gegenüberliegenden Pol der Teilungsfigur. Die Spaltung betrifft die einzelnen Mikrosomen, welche halbiert werden, nachdem sie durch Wachstum ihr Volumen verdoppelt hatten. Es geht also bei dieser Teilung kein Mikrosoma, geschweige denn ein Chromosoma, für einen der beiden Tochterkerne verloren, sondern jeder dieser Kerne erhält von jedem der genannten Chromatinkörper eine Spalthälfte. Mit Recht nimmt man an, dass dieser sorgfältige und komplizierte Teilungsprozess der Mitose nur den Zweck verfolgt, die im Mutter-

[1]) Weismann macht in seinen zwei letzten Publikationen (29, 30) nicht mehr eine der beiden Richtungsteilungen für die Reduktion verantwortlich, wie früher, sondern beide zugleich, mit Rücksicht auf die der Teilung vorausgegangene Verdoppelung der Chromosomenzahl. Die auf das Doppelte erhöhte Ziffer erheischt eine zweimalige Halbierung, wenn der gewünschte Endeffekt erreicht werden soll. Vergl. hierüber unten pag. 271.

kern vorhandenen Vererbungsqualitäten in völlig gleicher Weise auf beide Tochterkerne zu verteilen. In der That erweisen ja zwei durch Mitose entstandene Schwesterkerne die Identität ihrer Vererbungssubstanz dadurch, dass sie ihre zugehörige Zellsubstanz in gleicher Richtung beeinflussen, wie man wenigstens aus dem Umstande schliessen kann, dass beide Schwesterzellen in Bezug auf Struktur und Funktion für gewöhnlich mit einander übereinstimmen.

Das letztere gilt allerdings nur für die fertigen Gewebszellen, dagegen für die Embryonalzellen nur zum Teil. Denn während der individuellen Entwickelung im weitesten Sinne des Wortes treten häufig Zellgenerationen auf, die ungleichwertige Tochterzellen liefern. Ob in diesen letzteren Fällen die Differenzierung durch eine besondere Art der Verteilung des Chromatins geschieht, durch einen Teilungsmechanismus, der von dem gewöhnlichen Schema abweicht, lässt sich zur Zeit noch nicht mit Sicherheit sagen, denn erst an einem einzigen derartigen Beispiel ist es bis jetzt gelungen, einen Einblick in das Verhalten des Chromatins zu gewinnen. Dieses Beispiel aber — es ist die von Boveri (6. 7) entdeckte Differenzierung der Soma-Zellen von Ascaris — zeigt auf das Evidenteste, dass der wesentliche Vorgang bei der Mitose, die Spaltung der Chromatinkörner und die Verteilung der Spalthälften auf die Tochterkerne, nicht im geringsten alteriert ist. Die erste Somazelle erhält bei der Teilung genau dieselben Chromatinkörner, wie ihre Schwester, die indifferente Furchungszelle, welche zugleich die Stammmutter aller Geschlechtszellen ist. Erst nachträglich, wenn die Somazelle sich von neuem zur Teilung anschickt, tritt in ihrem Kern die Differenzierung zu Tage dadurch, dass ein Teil des Chromatins an dieser weiteren Teilung keinen Anteil nimmt, sondern ausgestossen wird, während der zurückbleibende Rest wie gewöhnlich halbiert wird. Und der gleiche Prozess der Differenzierung wiederholt sich durch das Blastula- und Gastrulastadium

hindurch, solange noch Somazellen von indifferenten Embryonalzellen abgeschieden werden.

So zeigt sich in allen, bis jetzt bekannten Fällen von Mitose, selbst da, wo die Ungleichwertigkeit der Teilungsprodukte die denkbar grösste ist, stets eine gleichmässige Verteilung der Spalthälften des Chromatinfadens auf beide Tochterkerne. Nur die beiden letzten Teilungen der Geschlechtszellen würden nach Weismann eine Ausnahme machen von diesem Gesetz, sie würden als Reduktionsteilungen allen übrigen, den Äquationsteilungen, unvermittelt gegenüber stehen.

Sehen wir nun zu, inwieweit die bisher über die Reifung der Geschlechtszellen ermittelten Thatsachen dieses theoretische Postulat Weismanns zu stützen imstande sind. Um ein Urteil zu gewinnen, ist es nicht nötig, in der gesamten einschlägigen Litteratur Umschau zu halten; so können namentlich einige ältere, zum Teil sehr wertvolle, Arbeiten unberücksichtigt bleiben, weil ihre auf die Reduktion bezüglichen Angaben widerlegt sind, und ebenso einige neuere, deren Resultate für das Reduktionsproblem nicht ausschlaggebend sind. Unter den letzteren Gesichtspunkt fallen die meisten Publikationen über Ovo- und Spermatogenese bei Vertebraten, die ich überdies in einer späteren, der Eireifung von Selachiern gewidmeten Arbeit, besprechen werde.

In seinen bahnbrechenden Zellenstudien hat Boveri (5) gezeigt, dass bei Ascariden und ebenso bei einer Meduse (Tiara), bei Echinus, einigen Mollusken und Sagitta schon vor der ersten Richtungsteilung isolierte Chromatinportionen vorhanden sind, deren Zahl die Hälfte beträgt von der normalen Chromosomenzahl der betreffenden Species, also bereits reduziert ist. So führt z. B. Ascaris meg. bivalens in den Kernen der Soma- und der Urgeschlechtszellen bekanntlich vier Chromosomen, in die erste Richtungsspindel aber treten nur zwei selbständige Chromatinportionen ein. Diese letzteren bestehen

bei Ascaris bekanntlich aus je vier Stäbchen, welche durch die beiden Reifungsspindeln in der Weise verteilt werden, dass die reife Geschlechtszelle von jeder Portion ein Stäbchen, insgesamt also die reduzierte Zahl von zwei Stäben erhält, die sich bei der Kopulation der Vorkerne wieder zur Normalzahl von vieren ergänzt. Nur bei einem Teil seiner Objekte fand Boveri die erwähnten Chromatinportionen im Keimbläschen vierteilig, bei manchen Tieren waren sie zweiteilig oder selbst ungeteilt. In diesen Fällen trat dann erst während der Richtungsteilungen selbst die notwendige Spaltung auf.

Diese Verhältnisse deutet Boveri dahin, dass die fraglichen Chromatinportionen den Wert von Chromosomen besitzen. Sind sie ungeteilt, so liegt die Sache am einfachsten. Es erfolgt dann während der beiden Richtungsteilungen selbst, also ganz wie bei anderen Mitosen, die Spaltung in Tochter- und Enkelchromosomen. Sind sie zweiteilig, dann ist die Spaltung für die erste Richtungsteilung, sind sie aber vierteilig, dann sind die Spaltungen für beide Teilungen verfrüht aufgetreten.

Die Schlussfolgerungen, die sich aus diesem an sich sehr einleuchtenden Gedankengang ergeben, sind von grosser Tragweite: die Chromosomen sind ihrer Zahl nach bereits vor der ersten Richtungsteilung reduziert, und zwar geschieht die Reduktion schon im Keimbläschen auf eine bisher unbekannte Weise. Die Reifungsteilungen haben mit der Reduktion nichts zu thun, sie verhalten sich wie alle anderen Mitosen, abgesehen von dem nebensächlichen Unterschied, dass die Längsspaltung der Chromosomen verfrüht auftreten kann.

Diese Auffassung unterscheidet sich prinzipiell von derjenigen Weismanns, nach welcher die Reduktion durch die Richtungsteilungen selbst bewirkt werden soll, vermittelst eines von der gewöhnlichen Mitose abweichenden Teilungsmodus Mit dem Grundgedanken Weismanns von der Ausschaltung der Ahnenplasmen, lässt sie sich hingegen vereinigen, denn auch

Boveri nimmt einen Ausfall von Chromosomen an. Nur verlegt er ihn in eine frühere Entwickelungsperiode und lässt es offen, auf welche Weise er sich vollzieht.

Ob Boveris Auffassung die richtige ist, oder ob sich der von ihm beobachtete Vorgang am Ende doch noch im Sinne der Weismann'schen Reduktionsteilung deuten lässt, kann nur entschieden werden, wenn die Genese der Viererstäbchen von Ascaris festgestellt ist. Boveri nimmt an, dass sie sich durch zweimalige Längsspaltung bilden, also ebenso wie die Tochter- und Enkelchromosomen bei gewöhnlichen Mitosen. Wenn man diesen Entstehungsmodus auch a priori als den weitaus wahrscheinlicheren gelten lassen muss, aus Analogiegründen und wegen der gegenseitigen Stellung der Einzelstäbchen — sie bilden die Kanten eines vierseitigen Prismas —, so erscheint er doch keineswegs erwiesen, denn der Akt der Längsspaltung wurde von Boveri nicht beobachtet.

Es stellte sich auch bald heraus, dass die für die Reifungsteilung bestimmte Spaltung der Chromosomen bei Ascaris weit früher erfolgt, als man bis dahin gewusst hatte. O. Hertwig hat in seiner hervorragenden Arbeit „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden" (20) diesen Nachweis für Ascaris geliefert. Er hat die Viererstäbchen ziemlich weit in die Vorstadien der Teilungsperiode zurückverfolgen können. Die Entscheidung über das Reduktionsproblem erschien damit auf eine Entwickelungsperiode zurückverlegt, welche der Analyse des Chromatingerüstes grosse Schwierigkeiten bereitet.

Dieser Befund wurde bald für andere Tierformen bestätigt und erweitert, für Copepoden durch Haecker (16) und vom Rath (25), für Selachier durch mich (27). Dass von uns dreien eine nur einmalige Längspaltung gesehen wurde, soll vorläufig ausser Betracht bleiben. Haecker fand bei Copepoden die Längsteilung schon im Dyaster, ich (28) bei Selachiern im

Dispirem[1]) der letzten Teilung des Ureies vorgebildet. Ich konnte die Doppelfäden bei Selachiern durch die lange Entwickelungsperiode des Keimbläschens hindurch kontinuierlich verfolgen und feststellen, dass sie, abgesehen von Struktur- und Grössenveränderungen, sich in der Hauptsache unversehrt erhalten, dass sie von einander getrennt bleiben, wie im Dispirem, und selbst in ihrer gegenseitigen Lagerung bis zuletzt noch Verhältnisse erkennen lassen, die für die Tochterknäuel charakteristisch sind. Hiernach liess sich der Satz formulieren, dass das Keimbläschen der Selachier ein zu enormen Dimensionen heranwachsender Tochterknäuel des Ureies mit längsgespaltenen Chromosomen sei. Damit war wenigstens für Selachier die Schwierigkeit beseitigt, welche das schwer zu entziffernde Keimbläschenstadium in den Weg legen konnte.

Dass sich in den viel kleineren Eiern der meisten anderen Tiere oder gar in den Spermatocyten das Chromatingerüst während der Wachtumsperiode in ebenso einfacher Weise werde analysieren lassen, konnte von vornherein nicht erwartet werden. Auch scheint die Längsspaltung der Chromosomen durchaus nicht überall beim Übergang aus der Teilungs- zur Wachstumsperiode zu erfolgen, sondern kann auch später, während der Wachstumsperiode selbst, sichtbar werden, was z. B. bei der Spermatogenese von Ascaris nach den neuesten Angaben von Brauer (9) der Fall ist. Ja sie kann sogar bei ein und demselben Tier in der Spermatogenese sich später einstellen, als in der Ovogenese, wie vom Rath (25) in seiner Gryllotalpa-Arbeit für Copepoden mitteilt.

Durch welche Art von Teilung die Viererstäbe von Ascaris entstehen, hat Hertwig so wenig wie Boveri durch Beobachtung feststellen können. Er nimmt, nachdem er alle Möglich-

[1]) Am Schluss meiner Mitteilung (28) heisst es infolge eines Versehens beim Schreiben „Dyaster“ statt Dispirem.

keiten erwogen, ebenfalls eine zweimalige Längsspaltung als das Wahrscheinlichste an. Von Boveri weicht er insofern ab, als er nicht die ganze Stäbchengruppe, sondern jedes Einzelstäbchen als ein Chromosoma anspricht. Da er in Bezug auf die Genese der Stäbchen mit Boveri übereinstimmt, so ist der Unterschied in der Bezeichnung nicht sehr von Belang. Die Namengebung gewinnt aber ein aktuelles Interesse, sobald ein verschiedener Entstehungsmodus für die Stäbchen angenommen wird. Deshalb empfiehlt es sich, die Bezeichnung Chromosoma für diese Chromatingebilde vorläufig überhaupt nicht anzuwenden, so lange eine Übereinstimmung über deren Entstehung nicht erzielt ist, sondern sie durch indifferente Namen, wie Viergruppen, Vierstäbchen und Viererkugeln zu ersetzen.

Die Ausdrucksweise Hertwigs ist aber insoweit von Bedeutung, als es durch sie den Anschein gewann, als ob die Zahlenreduktion durch die Reifungsteilung selbst bewirkt werde, wie es Weismann will. Wenn man die zwei Vierstäbe von Ascaris bivalens als acht Chromosomen auffasst, dann sind die vier Chromosomen der Urgeschlechtszelle verdoppelt worden. Bei der Reifung wird dann ihre Zahl zuerst wieder auf vier und dann auf zwei reduziert. Diese an sich durchaus korrekte Folgerung hat nun Weismann für seine Theorie verwertet, indem er die Reduktion durch beide Reifungsteilungen vor sich gehen liess. Die der Reifung vorausgehende Verdoppelung der Chromosomenzahl aber versucht er im Sinne seiner Theorie zu deuten, was an späterer Stelle (pag. 337) unter Berücksichtigung anderweitiger Literaturangaben besprochen werden soll. Das eine dürfte indessen schon hier klar werden, dass Hertwigs Befunde nicht geeignet sind, eine Reduktion von Ahnenplasmen wahrscheinlich zu machen, da nach denselben die für die reifen Geschlechtszellen bestimmten Chromosomen durch den nämlichen Spaltungsprozess aus dem Chromatingerüst hervorgehen, wie bei jeder anderen Mitose, nämlich durch Längs-

teilung. Einen Ausfall von Chomosomen oder Chromatinkörnern für eine der reifen Zellen anzunehmen, liegt nicht die geringste Veranlassung vor, solange nicht gezeigt ist, dass sich die acht Spaltstücke der zwei vierteiligen Gruppen in ganz beliebiger Weise auf die vier Enkelzellen verteilen. Einen solchen Modus konnte man wohl nach den älteren Angaben Carnoys (10) für Ascaris annehmen, nicht aber nach den Befunden Boveris und Hertwigs, da letztere Forscher gerade gezeigt haben, dass die vier Einzelstäbchen einer Gruppe, also die durch Längsspaltung entstandenen Schwesterchromosomen, ihre gegenseitige Verbindung wahren, bis sie in den zwei Reifungsspindeln von einander geschieden und auf die Enkelzellen verteilt werden. Es bekommt also jede Enkelzelle die gleichwertigen, „identischen" (Weismann) Chromosomen wie die anderen, folglich auch die gleichen Ahnenplasmen, vorausgesetzt, dass die Boveri-Hertwigsche Annahme von der Entstehung der Viererstäbchen richtig ist.

Diese letztere Ansicht auf dem Wege der Beobachtung erhärtet zu haben, ist das Verdienst von Brauer. Ich habe dabei nicht seine Branchipus-Arbeit (8) im Auge, in welcher die Viererkugeln nach dem vorausgegangenen Stadium feiner Fäden (Fig. 7, *l. c.*), wie ein Deus ex machina plötzlich erscheinen (Fig. 8 *l. c.*) und nicht der geringste Beweis dafür erbracht wird, dass sie, wie der Autor es will, durch doppelte Längsspaltung sich bilden. Ich meine vielmehr die vor einigen Monaten erschienene Arbeit über die Spermatogenese von Ascaris (9), die auch in anderer Beziehung wertvolle Resultate gebracht hat. Hier sind die wichtigen vorbereitenden Phasen der Reifung mit grosser Genauigkeit Schritt für Schritt verfolgt und dem Leser in Text und Abbildung vorgeführt. Man kann sich beim Studium dieser Arbeit dem Eindruck nicht entziehen, dass sich hier alles so verhält, wie es Verfasser auffasst und schildert, mit anderen Worten, dass die Viererstäbe von Ascaris wirklich durch zweimalige Längsspaltung entstehen.

Wenn Brauer am Schlusse seiner Arbeit jedoch ausspricht, dass ihm das Problem der Chromatinreduktion nun im wesentlichen gelöst erscheine, so wird man dies nicht ohne weiteres zugeben können. Denn, wenn die Vierergruppen durch zweimalige Längsspaltung entstehen, dann erhebt sich sofort die weitere Frage, wie kommt die reduzierte Zahl dieser Chromatinportionen zustande? Da für gewöhnlich ebensoviel Chromosomen aus dem ruhenden Kerne hervorgehen, als bei der vorausgegangenen Teilung in ihn eingetreten sind, sollte man erwarten, dass auch in der Spermatogenese von Ascaris bivalens der zweimal gespaltene Chromatinfaden durch Querteilung in vier statt in zwei Viererstäbchen sich zerlege. Warum das nicht geschieht, warum nur zwei Vierergruppen entstehen, das bedarf jetzt noch ebenso der Erklärung, wie zuvor.

Eine solche erscheint a priori auf zwei verschiedenen Wegen möglich: entweder ist die Substanz der fehlenden Chromosomen während der Wachstumsperiode dem Kerne verloren gegangen, sei es nun durch Atrophie oder Ausstossung, oder sie ist ihm erhalten geblieben. Im letzteren Falle werden die aus dem Gerüst sich herausdifferenzierenden Vierergruppen das Material von je zwei vereinigten Chromosomen in sich bergen müssen, vorausgesetzt, dass nicht eine allgemeine Vermischung des Chromatins stattgefunden hat. Was nun die erstere Ansicht anlangt, so haben bekanntlich van Beneden und Julin (2) schon 1884 für die Spermatogenese und Lameere (23) später für die Ovogenese von Ascaris eine Ausstossung der Hälfte der Chromosomen beschrieben und zwar für die Teilung der Urgeschlechtszellen. Die Angabe wurde durch Boveri widerlegt, der stets die volle Zahl von Chromosomen in den Urgeschlechtszellen fand. Boveri selbst hat dann einmal die Vermutung ausgesprochen, dass ein Zugrundegehen der halben Chromosomenzahl im Keimbläschen bei Ascaris stattfinden möge, ist aber in seinem späteren Referat

(7) auf diese Äusserung nicht wieder zurückgekommen[1]). Das hindert jedoch nicht, dass wir mit dieser thatsächlich gegebenen Möglichkeit für's erste noch zu rechnen haben.

In bestimmterer Weise spricht sich Brauer über die Zahlenreduktion aus. Es treten nach ihm bei Ascaris bivalens nur zwei Viererstäbchen anstatt vier auf, weil der kontinuierliche Faden durch Querteilung nicht wie sonst in vier, sondern nur in zwei Segmente zerfällt. Das Ausbleiben einer Querteilung des unsegmentierten Knäuels ist also die Ursache der Zahlenreduktion. Hieraus ergäbe sich für die Anhänger der Chromosomenindividualität die Folgerung, dass in einer Viergruppe von Ascaris die Chromatinkörner von je zwei Chromosomen der Urgeschlechtszelle enthalten sind. Da nun die Einzelstäbe der Gruppe durch zweimalige Längsspaltung entstehen, so würden auch diese die Chromatinkörner von je zwei Chromosomen der Urgeschlechtszelle besitzen müssen.

Brauers Auffassung erscheint angesichts seiner thatsächlichen Befunde gewiss sehr annehmbar, indessen ist nicht zu vergessen, dass sie eine Hypothese ist, ebenso wie die zuerst erwähnte Möglichkeit (Ausstossung von Substanz). Denn das Kerngerüst des Keimbläschens hat eine so lange Vorgeschichte, bis es zur Ausbildung des kontinuierlichen Fadens kommt, dass sich nicht sagen lässt, ob die Reduktion auf die geforderte

[1]) Er weist hier auf eine andere Möglichkeit hin, indem er auf Henkings Befunde gestützt eine paarweise Verschmelzung (Konjugation) der Chromosomen als denjenigen Vorgang bezeichnet, welcher die Reduktion vielleicht zu erklären imstande wäre. Ich selbst hatte unabhängig von Boveri unter den verschiedenen Möglichkeiten, welche bei Selachiern für die Reduktion in Betracht kommen, ebenfalls an diejenige einer Verschmelzung von Chromosomen gedacht, konnte aber an diesem Objekt gleichfalls nicht mehr als Vermutungen äussern. Übrigens ist Boveris „Konjugation" nicht, wie ich nach mündlichen Mitteilungen geglaubt hatte, dasselbe, wie die von mir bei Selachiern beobachtete vorübergehende innige Vereinigung je zweier Spalthälften eines Fadens.

Weise oder vielleicht doch durch Zugrundegehen von Chromosomensubstanz vor sich geht. Dem in Querteilung begriffenen Faden kann man es jedenfalls nicht ansehen, ob er noch das gesamte Chromatinmaterial der Urgeschlechtszelle enthält. Auch die Menge des Chromatins kann für die Beurteilung nicht ausschlaggebend sein, denn diese könnte sich während der Wachstumsperiode verändern.

So lässt sich für den Fall, dass die Viererstäbe von Ascaris durch zweimalige Längsspaltung entstehen, über die Zahlenreduktion der Chromosomen auch jetzt nicht mehr sagen, als dass sie auf zwei verschiedene Weisen vor sich gehen kann. Jede der beiden Möglichkeiten ist zur Zeit eine hypothetische, wenn man auch zugeben kann, dass die von Brauer vertretene die grössere Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Hinsichtlich der theoretischen Konsequenzen würden sich beide Eventualitäten fundamental unterscheiden. Kommt die Herabsetzung der Zahl auf die Hälfte durch einen Untergang von Chromosomen zustande, dann kann der Vorgang sehr wohl als eine Reduktion im Sinne Weismanns aufgefasst werden, wenngleich die Ahnenplasmen durch einen ganz anderen Mechanismus und in einer weit früheren Entwickelungsperiode entfernt würden, als dieser Forscher annahm. Geht aber der Prozess so vor sich, wie sich Brauer ihn denkt, dann dürfte er sich schwer mit einer solchen Reduktion vereinen lassen. Es würde dann kein Chromatinkorn, geschweige denn ein Chromosoma, bei der Reifung für die Geschlechtszellen verloren gehen. Brauer zieht denn auch diese Folgerung, indem er nur eine Reduktion der Chromatinmasse wie Hertwig annimmt. Für Weismann bliebe dann freilich noch der Ausweg, dass durch irgend welche Umlagerungen innerhalb des Chromatins die Ahnenplasmen sich auf die einzelnen Tochterzellen in der von ihm gewünschten Weise verteilen. Aber damit wäre der Boden

der Thatsachen verlassen und würde die ganze Spekulation vorderhand in der Luft schweben.

Während die genannten Forscher sich auf das klassische Objekt des Pferdespulwurms stützen, geht eine Anzahl anderer Autoren, namentlich mehrere Schüler und Anhänger Weismanns, wie Ishikawa, Haecker und vom Rath, von Studien an Athropoden aus. Die genannten drei Forscher haben Reifungsvorgänge beschrieben, die mit der von Weismann theoretisch geforderten Reduktion in bestem Einklang stehen. Im einzelnen jedoch zeigen ihre Ergebnisse recht beträchtliche Abweichungen.

Ishikawa (22) fand bei einer in Japan vorkommenden Species von Diaptomus, einem Copepoden, in den Ursamenzellen acht Chromosomen, die der Kern in die Wachstumsperiode mit hinübernimmt. Nachdem derselbe hier vorübergehend durch Verdichtung des Gerüstes eine homogene Beschaffenheit angenommen hat, werden die Chromosomen wieder deutlich und treten kurz vor der Reifung als acht kurze Stäbchen zu Tage, wie bei der Teilung der Ursamenzellen. Die gleichen acht Chromatinstücke finden sich in den Eizellen vor der ersten Richtungsteilung. Das Schicksal derselben ist nun bei den Reifungsteilungen — in der Ovo- wie Spermatogenese — das folgende: Während der ersten Teilung schnüren sich die biskuitförmig gewordenen Stäbe der Quere nach durch, so dass jede Tochterzelle acht Tochterchromosomen erhält. Die letzteren erfahren nun keine weitere Spaltung mehr, sondern werden in der zweiten Reifungsspindel auf beide Enkelzellen verteilt, so dass jede derselben vier Stück, also die reduzierte Zahl, zugewiesen bekommt.

Da nach Ishikawa in der ersten Spindel eine Querspaltung, nicht wie sonst bei Mitosen eine Längsspaltung, der Chromosomen auftritt, so würden schon durch diese erste Teilung Chromatinkörner von einander geschieden werden, die in der Kette hinter einander liegen. Es würde also eine zweimalige Reduktion

von Ahnenplasmen in den Reifungsteilungen erfolgen. Ja selbst für die zwei bis drei Teilungen der Ursamenzellen nimmt Ishikawa Querspaltungen der Chromosomen an, so dass in Bezug auf Reduktion hier des Guten etwas zu viel geleistet wurde. Die Chromatinkörner würden, ohne sich je zu spalten, vier- bis fünfmal auf sämtliche Generationen der Geschlechtszellen verteilt werden. Gegen diese Querteilungen in den Urgeschlechtszellen sowie in der ersten Reifungsspindel hat denn auch vom Rath Einspruch erhoben.

Zu anderen Befunden ist Haecker bei der Ovogenese des Copepoden Cyclops strenuus gelangt. In vier auf einanderfolgenden Publikationen (14—17) hat dieser Autor im wesentlichen den gleichen Thatbestand, wenn auch unter mehrfachen Erweiterungen, geschildert und hat an demselben auch in seiner neuesten Arbeit wenigstens für die eiersacklosen Weibchen von Cyclops strenuus festgehalten. Hiernach tritt bei der genannten Species, welche die Normalzahl von acht Chromosomen besitzt, eine einmalige Längsspaltung des Chromatins auf und zwar schon im Dyaster der letzten Teilung des Ureies. Infolgedessen erscheinen gegen Ende der Wachstumsperiode acht Stäbchenpaare. Vier dieser Paare sollen nun bei der ersten Teilung in den Richtungskörper treten, vier im Ei verbleiben. In der zweiten Richtungsspindel werden dann die vier Doppel- resp. die acht Einzelstäbe auf die Enkelzellen verteilt. So kommt in das reife Ei die reduzierte Zahl, ob in Gestalt von zwei Doppel- oder vier Einzelstäben — Beides wird angegeben — bleibt dahingestellt.

Haecker hat aus dieser Art der Teilung in seinen einzelnen Publikationen durchaus entgegengesetzte Schlussfolgerungen gezogen. Zuerst hat er die Reduktion in die erste, dann in beide und zuletzt in die zweite Teilung verlegt. Hierauf kommt es uns zunächst nicht an. Auch die Differenz, die zwischen Ishikawa und Haecker in soweit besteht, als der erstere eine

Quer-, der letztere eine Längsspaltung zwischen der letzten Teilung der Urgeschlechtszellen und der ersten Richtungsspindel auftreten lässt, kann vorläufig unbeachtet bleiben. Was aber hier vor allem auffällt, das ist der Umstand, dass die Resultate beider Forscher in striktem Gegensatz zu dem von Boveri für Ascaris und die verschiedensten anderen Tierformen festgestellten Modus der Reifung stehen. Nach diesem sind bereits vor der ersten Reifungsteilung Chromatinportionen in reduzierter Zahl vorhanden, die sodann durch zwei aufeinander folgende Teilungen zweimal halbiert werden wie bei anderen Mitosen. Nach Ishikawa und Haecker aber werden Chromatinstücke in nicht reduzierter Zahl in die erste Richtungsspindel aufgenommen, und erfolgt die Reduktion dadurch, dass dieselben in einer der zwei Spindeln auf beide Pole verteilt werden. Es findet also hier eine echte Reduktionsteilung, wie sie Weismann verlangt hat, statt. Dass bei Haecker Doppelstäbe, in die Tochterzellen wandern, bei Ishikawa einfache Stäbchen, die sich in der ersten Spindel schon einmal geteilt haben, kommt zunächst nicht in Betracht gegenüber dem Umstande, dass dieser auffällige Teilungsprozess mit allen anderen bisher bekannt gewordenen Thatsachen der Reifung nicht übereinstimmt. Nur mit den Angaben Carnoys über Ascaris liesse er sich vereinigen, diese aber sind als widerlegt zu betrachten. Es ist daher eine Kritik gerade jener Befunde Haeckers und Ishikawas an Copepoden sehr angezeigt. Eine solche aber verschiebe ich, da ich die gleichen Objekte selbst untersucht habe, bis an den Schluss meiner Arbeit. Dort soll auch der zweite, mit der Bildung von Vierergruppen einhergehende Eireifungsmodus erörtert werden, den Haecker neuerdings (17) für die eiersacktragenden Weibchen von Cyclops beschreibt.

Die Reifung der Geschlechtszellen von Insekten haben in neuerer Zeit Henking (18 und 19) und vom Rath (25) bearbeitet. Ich bespreche zunächst die Untersuchung des zuletzt

genannten Forschers über die Spermatogenese von Gryllotalpa, weil sie einen leichteren Einblick in die Vorgänge der Reifung ermöglicht. In den Ursamenzellen der Maulwurfsgrille finden sich zwölf Chromosomen, die zu Beginn der Wachstumsperiode in ein Ruhegerüst eintreten. Vor der ersten Reifungsteilung bildet sich ein unsegmentierter Knäuel, der durch Querteilung nicht in zwölf Segmente, wie bei den Ursamenzellen, sondern nur in sechs Fadenstücke zerfällt. Vom Rath nimmt ebenso wie nach ihm Brauer an, dass diese Verminderung der Zahl durch den Ausfall einer Querteilung zustande kommt. Es würde also jedes der sechs Fadenstücke zwei in der Kette hinter einander gelegene Chromosomen der Urgeschlechtszelle enthalten, d. h. ein Doppelsegment vorstellen. Da dasselbe ausserdem schon von der Periode des kontinuierlichen Fadens her längsgespalten ist, so muss es im Grunde also vierteilig oder vierwertig sein, wenn auch die vier Stücke vorerst nicht hervortreten. Es verlöten nämlich zunächst die Schwesterstäbe an ihren freien Enden mit einander und bilden so sechs Ringe, die eine Art von Durchgangsstadium darstellen. Erst aus jedem Ring gehen vier, die Ecken eines Quadrats einnehmende Kugeln hervor, welche dann in den zwei Reifungsspindeln in der bekannten Weise auf die vier Enkelzellen verteilt werden.

Auf den ersten Anblick scheint eine grosse Übereinstimmung mit Ascaris vorzuliegen, denn hier wie dort treten in der Wachstumsperiode Vierergruppen in der reduzierten Zahl auf, die durch die zwei Reifungsteilungen geviertelt werden. In Wirklichkeit aber liegt ein tiefgreifender Unterschied vor. Bei Ascaris entstehen die Viererstäbe durch zweimalige Längsspaltung eines Fadenstückes, so dass alle Einzelstücke gleichwertig sind (identische Chromosomen Weismanns). Vom Rath dagegen hat mit Haecker eine nur einmalige Längsspaltung des Chromatins konstatiert und nimmt eine verspätete Querteilung der Fäden zu Hilfe, um die vier Stücke ent-

stehen zu lassen. Von den letzteren würde sonach immer nur das eine Paar als Ganzes dem andern gleichwertig sein; die zwei Einzelstücke eines Paares dagegen unter sich nicht gleichwertig. Ich kann den Gegensatz, der für die Auffassung der Reduktion hieraus resultiert, nicht besser versinnlichen, als durch einige Formeln, die ich mit geringfügiger Modifikation einer Haecker'schen Arbeit entlehne. Bezeichnet man die im unsegmentierten Knäuel hinter einander gelegenen Chromosomen mit a, b, c . . . . , so würde die Formel für den längsgespaltenen Faden $\frac{a\ b\ c\ \ldots}{a\ b\ c\ \ldots}$ lauten und für eine Vierergruppe vom Raths $\frac{a \mid b}{a \mid b}$, für eine Vierergruppe von Ascaris dagegen $\frac{a \mid a}{a \mid a}$ oder nach Brauers Auffassung $\frac{a + b \mid a + b}{a + b \mid a + b}$. Es dürfte hieraus hervorgehen, dass sich die Reifung von Gryllotalpa im Gegensatz zu derjenigen von Ascaris sehr wohl mit der von Weismann geforderten Reduktion von Ahnenplasmen vereinigen lässt, denn es werden hier in einer der beiden Reifungsteilungen ungleichwertige Chromosomen von einander geschieden. In Bezug auf den Endeffekt wird hier also das Gleiche erzielt, wie bei den eiersacklosen Weibchen von Cyclops nach Haecker. Nur der Weg, auf welchem dies erreicht wird, ist ein anderer, insofern Vierergruppen in reduzierter Zahl, wie bei Ascaris gebildet werden.

Ist nun der Beweis geliefert, dass die Reifung bei Gryllotalpa wirklich in dieser Weise vor sich geht? Ich glaube, nein. Denn weder die Entstehung der Ringe, noch ihre Differenzierung zu Viererkugeln ist in überzeugender Weise dargelegt. Was den ersteren Punkt anlangt, so sind in Fig. 13 b (*l. c.*) die sechs Chromatinstäbe zu sehen, welche eine Längsspaltung insoferne erkennen lassen, als ihre Chromatinkörner zweihreihig angeordnet sind, die Spalthälften sind aber noch in ihrer ganzen Länge unter einander verbunden. Der Text springt gleich zu Fig. 13 *d* über, in welcher an Stelle der sechs Stäbe ebensoviele,

23a

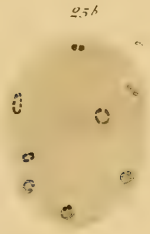
23b

24a

24b

24c

25a


25b

25c

26a

26b

26c

27.

28.

29a

29b

30

schon fertige Ringe vorhanden sind. Wie entstehen diese? So frage ich mit Boveri (7). Aus den Abbildungen ist nicht zu entnehmen, dass sie wirklich durch Endverklebung der Spalthälften sich bilden. Im Gegenteil, die in der Beschreibung übrigens nicht berücksichtigte Fig. 13 c ist geeignet, eine ganz andere Vorstellung über die Entstehung der Ringe bei dem Leser zu erwecken. Hier sind die Stäbe hufeisenförmig gekrümmt und es wird wohl jeder Unbefangene diese Hufeisen als Zwischenstufe zwischen den geraden Stäben der Fig. b und den Ringen der Fig. d ansehen, d. h. annehmen, dass die Ringe durch völligen Schluss der Hufeisenfiguren sich bilden. Dann würde also aus jedem Stab unter Biegung und unter Verlötung seiner freien Enden ein Ring hervorgegangen sein, mit dessen Entstehung die Längsspaltung gar nichts zu thun hätte. Eine solche Bildungsweise der Ringe würde, wenn das Weitere so verläuft, wie es vom Rath annimmt, eine Reduktion im Sinne Ishikawas zur Folge haben, d. h. es würden bei den Reifungsteilungen Elemente von einander geschieden werden, die ausschliesslich durch Querteilung des Fadens entstanden sind. Dass vom Rath dies in Wirklichkeit nicht annimmt, geht ja ganz klar aus der Beschreibung (nicht aus der Figurenerklärung) hervor, aber es wird doch wohl niemand behaupten, dass die durch vom Rath vorgeführten Stadien die von ihm postulierte Entstehung der Ringe wahrscheinlich zu machen oder gar zu beweisen imstande seien.

Wie steht es nun mit der Umwandlung der Ringe in Viererkugeln? In Fig. 13 d der citierten Arbeit finden sich noch vollständig intakte Ringe, die sich nicht „als eine Gruppe von vier sternchenförmigen Chromosomen“ erweisen, wie in der vorläufigen Mitteilung (25 a) gesagt wird; auch im Text der ausführlichen Arbeit ist ein solcher Bau nicht mehr erwähnt, es heisst hier nur, dass „das Stadium relativ selten zur Anschauung kommt und dass im nächsten Stadium sich aus jedem Ring „vier

sternchenförmige Chromosomen herausdifferenziert haben". Auf welche Weise dies geschieht, wird nicht gesagt und ist auch aus den Abbildungen nicht zu ersehen, denn die folgenden Figuren 14 und 15 zeigen gleich die fertigen Viererkugeln, deren Einzelstücke schon weit von einander entfernt sind. Es ist aber klar, dass hier ganz verschiedene Möglichkeiten der Differenzierung gegeben sind. Es kann der Ring durch Querspaltung in vier Stäbe zerfallen, was der Anschauung vom Raths entsprechen würde, er könnte aber auch ebensogut durch Quertrennung in nur zwei Stäbe zerlegt werden, die eine nochmalige Längsteilung erleiden und sich verkürzen, was mit der Entstehung der Vierergruppen bei Ascaris sich in Einklang setzen liesse. Es hat also vom Rath auch dafür den Beweis nicht erbracht, dass die Viererkugeln in der von ihm gewünschten Weise aus den Ringen hervorgehen. Ein solcher Nachweis wäre aber gerade jetzt noch notwendiger, als zu der Zeit, in welcher seine Arbeit erschien, nachdem inzwischen Brauer für Ascaris eine entgegengesetzte Ansicht in plausibler Weise demonstiert hat.

Ganz ähnliche Ringe, wie die oben erwähnten, wurden von Henking (18) in den Samenmutterzellen der Feuerwanze gefunden. Auch hier treten sie in der reduzierten Zahl auf; es sind ihrer zwölf, während in den Ursamenzellen 24 Chromosomen vorhanden sind. Nach Henking sollen nun die Ringe in nur zwei Kugeln zerfallen. Diese werden dann durch die erste Reifungsteilung von einander getrennt, womit die Reduktion vollendet ist (Reduktionsteilung Henkings). Die in den Tochterzellen verbleibenden zwölf Kugeln werden darauf durch die zweite Reifungsteilung in regulärer Weise halbiert (Äquationsteilung). Ich habe keine Veranlassung zu zweifeln, dass der thatsächliche Befund sich so verhält, wie er durch die offenbar sehr gewissenhafte Untersuchung Henkings eruiert wurde, möchte aber doch mit Rücksicht auf die ähnlichen und dabei

einfacheren Verhältnisse von Gryllotalpa und meiner eigenen Copepoden der Vermutung Weismanns und vom Raths beipflichten, nach welcher die Ringe Henkings vierwertig, seine Kugeln also zweiwertig sind. Dass die letzteren trotzdem vorübergehend einfach erscheinen, wie Henking besonders betont, stellt, wie ich später im Anschluss an meine eigenen Untersuchungen darthun werde, keine prinzipielle Schwierigkeit dar. In dieser Auffassung werde ich bestärkt durch die Vorgänge bei der Ovogenese desselben Objektes, die Henking (19) in einer späteren Arbeit beschrieben hat. Hier treten im Keimbläschen „eines fast reifen Eies" (Taf. II Fig. 55 *l. c.*) 13 Chromatinportionen auf, unter denen wenigstens einige ganz deutliche Viererkugeln sind, während die meisten allerdings einen sehr irregulären Bau erkennen lassen. In der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel sind die Chromosomen sowohl vom Pol, wie von der Fläche gesehen „hantelförmig", woraus Henking selbst mit Recht folgert, dass sie „vierzählig", also „gewissermassen aus vier Kügelchen zusammengesetzt" sind. Auch in der Ovogenese anderer, von Henking untersuchter Insekten, wie Pieris brassicae (19), Agelastica alni (Fig. 101, *l. c.*), Donacia (Fig. 413) treten ebenfalls Viererkugeln auf, Ringbildungen aber in der Ovogenese von Rhodites rosae und der Spermatogenese von Agelastica. In der Spermatogenese des Flusskrebses sah Boveri, wie er in seinem Referat kurz erwähnt, ebenfalls Ringe, die durch Vereinigung der Enden zweier, durch Längsspaltung geschiedener Schwesterfäden entstanden sind.

Bei Wirbeltieren wurden die Ringbildungen meines Wissens zuerst beobachtet und zwar von Flemming (12) in der Spermatogenese von Salamandra. Flemming fasste sie ebenfalls als Schwesterfäden auf, deren Enden verklebt sind. Die von mir (27) im Keimbläschen des Selachiereies gefundenen

36[1]) Doppelfäden zeigen ab und zu auch ringartige Figuren. Die Ähnlichkeit dieser, im einzelnen sehr verschiedenen Gebilde mit den Ringen mancher Copepoden ist, wie ich später zeigen werde, eine grosse. Trotzdem glaube ich mich vorläufig nicht zu dem Ausspruch berechtigt, dass sie den Ringen dieser Wirbellosen gleichwertig sind, denn der weitere Verlauf der Ovogenese zeigt hier auffallende Abweichungen gegenüber derjenigen der Arthropoden, wie ich in einer anderen Arbeit zeigen werde.

Für das Reduktionsproblem können weder Henkings Beobachtungen an Insekten, noch meine eigenen Befunde an Selachiern entscheidend sein, denn es ist in keinem dieser Fälle konstatiert, wie die in reduzierter Zahl auftretenden Vierergruppen entstehen. Bei Selachiern habe ich allerdings nicht mehr als eine einzige Längsspaltung der Fäden gefunden, aber mit diesem negativen Ergebnis allein ist nichts bewiesen.

---

Fragestellung. Aus der vorgeführten Literaturübersicht dürfte hervorgegangen sein, dass über die Reifung der Geschlechtskerne und die Reduktion des Chromatins sich zur Zeit noch sehr verschiedene Ansichten gegenüber stehen. Und zwar gilt dies nicht nur für die theoretischen Anschauungen, was ja leicht begreiflich ist, sondern leider in noch höherem Masse für die thatsächlichen Befunde. Selbst Forscher, die in ersterer Beziehung unter sich harmonieren, weichen in der letzteren von einander ab. Wenn man hier ins einzelne geht, so zeigt sich, dass alle Möglichkeiten, welche für das Verhalten des Chromatins bei der Reifung überhaupt ernstlich in Frage kommen können, bereits ihre Vertreter gefunden haben, meist jedoch, ohne in überzeugender Weise erwiesen worden zu sein. Es

[1]) Ich habe in mehreren Keimbläschen meines inzwischen vermehrten Materiales die Zahl 36 feststellen können, während ich in meiner früheren Publikation nur sagen konnte, dass es „ca. 30 – 36“ Doppelchromosomen seien.

wäre daher weder erwünscht, noch möglich, die Zahl dieser Eventualitäten um eine weitere zu vermehren und einen neuen Modus der Reifung aufzustellen. Aufgabe der weiteren Forschung kann es vielmehr nur sein, durch möglichst genaue Untersuchung einer lückenlosen Entwickelungsreihe, wie eine solche bis jetzt nur für Ascaris vorliegt, den Thatbestand in einwurfsfreier Weise festzustellen und zwar an Objekten, die gerade für die entscheidenden, der Reifung vorausgehenden Stadien einfache und klare Verhältnisse bieten. In letzterer Hinsicht scheinen mir die Copepoden, besonders Cyclops, geeignet zu sein. Bei einer Untersuchung der Ovogenese dieser Tiere aber handelt es sich speziell um folgende Fragen: Kommt jene einfache, dem Schema der Weismann'schen Reduktionsteilung entsprechende Form der Reifung vor, wie sie Ishikawa für Diaptomus und Haecker für eiersacklose Weibchen von Cyclops beschrieben haben, oder werden auch hier, wie bei den andern, genauer untersuchten Tieren, schon in der Wachstumsperiode vierwertige Chromatinportionen in reduzierter Zahl gebildet? Ist das erstere der Fall, dann ist das Reduktionsproblem in einfachster Weise gelöst, trifft dagegen das letztere zu, dann erhebt sich die weitere Frage: Wie entstehen die Vierergruppen? In der Genese dieser Bildungen liegt, wie es jetzt den Anschein hat, der Schlüssel für die Lösung des Rätsels der Reduktion. Hier aber scheinen nach den bisherigen Beobachtungen hauptsächlich zwei Möglichkeiten gegeben zu sein. Entweder, die Gruppen bilden sich durch zweimalige Längsteilung des Fadens, dann ist die Herabsetzung ihrer Zahl auf die Hälfte noch nicht erklärt (vergl. oben pag. 273). Oder, sie entstehen durch nur einmalige Längsteilung, zu der eine als verspätete Segmentierung aufzufassende Querteilung hinzukommt. In diesem Fall würde — wenigstens für das betreffende Objekt — die Zahlenreduktion erklärt und die ganze Reduktionsfrage im Sinne Weismanns entschieden sein.

## B. Eigene Untersuchungen.

### I. Material und Methode.

Die von mir näher untersuchten Copepoden sind: Cyclops strenuus (Fisch), Heterocope robusta und Diaptomus gracilis, einheimische Süsswasserformen, die Herr Privatdozent Dr. Hofer bei seinen Planktonuntersuchungen im Bodensee in grossen Mengen pelagisch gefischt und mit Sublimat konserviert hat. Ich danke Herrn Dr. Hofer auch an dieser Stelle für die Überlassung eines reichen, gut erhaltenen und von ihm bereits bestimmten Materiales. Herr Dr. Hofer war so freundlich, mit mir zusammen eine nochmalige sehr sorgfältige Bestimmung der von mir untersuchten Cyclopsart vorzunehmen. Da es aus später zu erwähnenden Gründen nicht ausgeschlossen ist, dass der von Haecker untersuchte Cyclops strenuus mit dem meinigen nicht identisch ist, mögen die anatomischen Merkmale kurz angegeben werden, welche für unsere Bestimmung massgebend waren: Antennen 17gliedrig, reichen bis zum Ende des dritten Thoracalsegmentes; das 12. Glied ist länger als die zwei folgenden. Das zweite Glied des rudimentären Beinpaares ist ansehnlich entwickelt, d. h. nicht kürzer, sondern eher länger als das erste; es trägt zwei Borsten, eine längere an seinem freiem Ende und eine kürzere etwas unterhalb der Mitte seines Innenrandes; das untere Ende seines Aussenrandes lässt eine feine Zähnelung erkennen. Furca dreimal so lang wie das fünfte Abdominalsegment. Verbindungsränder der Abdominalsegmente nicht gezähnelt.

Durch die Güte des Herrn Dr. Giesebrecht erhielt ich ferner aus Neapel eine Anzahl mariner Copepoden (in Sublimat getötet), wofür ich gleichfalls meinen besten Dank ausspreche.

Die Objekte wurden zumeist einer Stückfärbung in wässerigem Boraxkarmin unterzogen, wodurch eine sehr scharfe Tinktion der Chromatinfäden sich erzielen liess und dann mittelst

der Paraffinmethode geschnitten. Die Schnitte wurden in sehr verschiedener Dicke angefertigt aus leicht ersichtlichen Gründen. Für Untersuchung der feineren Strukturverhältnisse, namentlich in den jüngsten Keimbläschen, sind dünne Schnitte erforderlich, während eine Übersicht über das Verhalten der Chromosomen, ihre Zahl und Lagerung, nur an dicken Schnitten möglich ist. Im ganzen habe ich gegen zwei Tausend weibliche Copepoden geschnitten und untersucht.

## II. Cyclops strenuus (Fisch). Taf. XXI/XXII.

Über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates und das Verhalten der Eier innerhalb desselben hat Haecker für Copepoden und speziell für die Gattung Cyclops in seinen Arbeiten mehrfach Angaben gemacht. Indem ich auf diese sowie auf die grundlegenden Untersuchungen von Claus verweise, beschränke ich mich hier auf die Anführung einiger weniger Thatsachen, die für das Verständnis des Folgenden in Betracht kommen.

Die Ureier (Ovogonien. Boveri) nehmen bei Cyclops den caudalen Abschnitt des unpaaren Ovariums ein. An diese „Teilungszone" des Eierstockes schliesst sich in oraler Richtung die „Wachstumszone" an, welche die Eimutterzellen (Hertwig) oder — wie Boveri sie zu nennen vorschlägt — die Ovocyten (erster Ordnung) enthält. Aber nur der Anfang der Wachstumsperiode läuft im Ovarium ab, denn es treten die Eizellen in einem noch völlig unausgebildeten Zustand in die Ovidukte ein. Erst hier wachsen sie — und zwar immer eine Anzahl derselben gleichzeitig — zu ihrer definitiven Grösse heran unter Abscheidung von Dottermaterial und treten schliesslich in die eigentliche Reifeperiode ein.

Was die letztere anlangt, so hat Haecker (14, 16, 17.) die erste und zweite Richtungsspindel bei Cyclops strenuus im Ovidukt gefunden. Bei „perennierenden Cyclopsarten" (z. B. brevicornis und tenuicornis Claus) indessen, bei denen die Eientwickelung

eine trägere ist als bei dem „halbpelagischen" strenuus, erscheint, wie der genannte Autor vermutet, die zweite Richtungsspindel erst im ausgetretenen Ei. Nach den schon im Jahre 1880 publizierten Beobachtungen von Grobben (13) erfolgt bei dem Copepoden Cetochilus die Ausstossung beider Richtungskörper erst kurz nach der Ablage des Eies, was natürlich nicht ausschliessen würde, dass wenigstens die erste Richtungsspindel schon im Eileiter sich bildet. Ich selbst habe in den Ovidukteiern die erste Richtungsspindel oft gefunden und zwar bei allen drei von mir näher untersuchten einheimischen Copepoden. Mit der zweiten Richtungsspindel jedoch habe ich trotz meines reichen Materiales wenig Glück gehabt. Nur bei einem einzigen Exemplar von Cyclops str. glaube ich, dieses Stadium vor mir zu haben in zwei Ovidukteiern, deren eines einen eingedrungenen Spermakopf enthält. Der Umstand, dass sich in den Oviducten hier nur zwei Eier vorfinden, lässt darauf schliessen, dass der Austritt der Eier gerade im Gange war, als das Tier getötet wurde. Aus dieser einen Beobachtung möchte ich aber noch nicht folgern, dass bei den von mir untersuchten Objekten die zweite Richtungsteilung für gewöhnlich noch im Ovidukt vor sich geht. Aber auch für die gegenteilige Annahme fehlt mir eine sichere Unterlage, denn ich traf in Eiern, die den Ovidukt verlassen hatten, niemals mehr die zweite Richtungsspindel an, sondern als jüngstes Stadium wiederholt die in Kopulation befindlichen Vorkerne.

Bekanntlich gehört die Gattung Cyclops (auch Diaptomus) zu denjenigen Copepoden, welche ihre befruchteten Eier nicht in das umgebende Medium ablegen, sondern sie in dünnwandige, dem Abdomen anhaftende Behälter, die sogenannten Eiersäckchen, einschliessen und so dieselben eine Zeit lang mit sich führen. Während die befruchteten Eier sich daselbst entwickeln, kann in den Oviducten des Muttertieres schon wieder ein neuer Satz junger Eier heranwachsen. Haecker bezeichnet

nun die eiersacktragenden Weibchen als „mehrgebärende", insofern bei ihnen schon ein Satz Eier befruchtet und in die Säckchen abgelegt wurde. Im Gegensatz zu ihnen stellt er die eiersacklosen Weibchen als „erstgebärende". Die Frage, in wie weit diese Einteilungs- und Bezeichnungsweise berechtigt ist, mag hier ganz ausser Spiel bleiben. Jedenfalls nimmt Haecker auf Grund seiner Beobachtungen an, dass zwischen den beiderlei Weibchen ein Unterschied in der Eireifung bestehe. Derselbe soll darauf zurückzuführen sein, dass bei den „mehrgebärenden" die im Ovidukt befindlichen Eier des nächsten Satzes eine „Stauung" und damit eine protrahirte Entwickelung erleiden. Ich werde weiter unten Gelegenheit nehmen, auf diese Angaben Haeckers näher einzugehen und bemerke hier nur im voraus, dass der nachfolgenden Beschreibung nur eiersacklose Weibchen von Cyclops zu Grunde gelegt sind. Von den eiersacktragenden Tieren sehe ich im folgenden zunächst ganz ab, weil dieselben in meinem Untersuchungsmaterial ausschliesslich so jugendliche Ovidukteier führen, dass sie durchaus kein Bild von der Ovogenese zu geben imstande sind.

Indem ich nun zur Beschreibung meiner Objekte übergehe, schildere ich das Verhalten des weiblichen Geschlechtskernes, speziell die Veränderungen des Chromatingerüstes, im wachsenden Ei bis zu dem Moment, in welchem die Chromosomen in die Äquatorialebene der ersten Richtungsspindel eingestellt sind. Im Interesse der Übersichtlichkeit lege ich die jetzt übliche Einteilung in eine Wachstums- und Reifeperiode zu Grunde. Diese beiden Abschnitte sind bei Cyclops durch das Verhalten des Kerns ziemlich scharf gegen einander abgegrenzt, so dass das Willkürliche, das jeder derartigen Einteilung mehr oder weniger anhaftet, sich hier wenig fühlbar macht. Während der ersten Periode (Taf. XXI/XXII, Figg. 1—8) erfolgt eine allmähliche Grössenzunahme des Keimbläschens. Die zweite Periode dagegen setzt scharf mit einer Volumsverminderung desselben ein, die mit

einer Zunahme seiner Färbbarkeit verbunden ist (Fig. 9). Der Schwund der Nucleolen und eine starke Verkürzung der Chromosomen stellen weitere Merkmale für den Beginn dieser Periode dar.

### 1. Die Wachstumsperiode (Figg. 1—8, Taf. XXI/XXII).

#### a) Das Chromatingerüst.

Das färbbare Fadenwerk des Keimbläschens macht während der Wachstumsperiode bei Cyclops einen Entwickelungsgang durch, der schon für die Ovogenese sehr verschiedener Tierformen in übereinstimmender Weise konstatiert wurde. Er besteht darin, dass die von der letzten Teilung des Ureies überkommenen kompakten und gut färbbaren Chromosomen einen feinfadigen Bau annehmen und an Färbbarkeit verlieren, in dem sie gleichzeitig, entsprechend der Volumsvergrösserung des gesamten Kerns in die Länge wachsen. Dieser Zustand entspricht in funktioneller Beziehung offenbar der Ruhephase der übrigen Kerne, wenn er auch in morphologischer Hinsicht ein anderes Verhalten zeigen kann als das Ruhegerüst der letzteren. Wenn diese Veränderung ihren Höhepunkt erreicht hat, wird sie wieder rückgängig, d. h. es tritt allmählich wieder ein besser färbbares, kompaktes Chromatingerüst auf. Diesen letzteren Vorgang wird man, obwohl er sich schon während der Wachstumsperiode des Eies bemerkbar macht, doch als Einleitung zu den eigentlichen Reifeerscheinungen betrachten müssen. Denn das, was zu Beginn der wirklichen Reifeperiode, d. h. unmittelbar vor der ersten Richtungsteilung, mit den Chromosomen geschieht, die auffallende Verkürzung und Verdichtung dieser Fäden, ist im Grunde nichts anderes als eine Steigerung des gleichen, schon in der zweiten Hälfte der Wachtumsperiode bemerkbaren Prozesses.

Dem entsprechend sehen wir in dem jüngsten von mir abgebildeten (Fig. 1) Keimbläschen aus der Wachstumszone des

Ovariums von Cyclops ein Kerngerüst, das hinsichtlich der Stärke und Färbbarkeit seiner Fäden demjenigen der Mitose eines Ureies noch nahe steht. Auch die Verlaufsrichtung der Chromosomen lässt hier noch deutliche Anklänge an das Verhalten im Tochterknäuel des Ureies erkennen. Noch innerhalb des Ovariums (Fig. 2 und 3) lockert sich das Gerüst in dem sich erweiternden Kernraum auf, die Fäden werden feiner und blasser. In Figur 4 hat dieser Zustand schon seinen Höhepunkt erreicht. Infolge der Vergrösserung des Keimbläschens kann man jetzt erkennen, dass die Fäden im wesentlichen die peripheren Schichten des Kernraumes durchsetzen. Sie passen sich dabei in ihrer Richtung mit Vorliebe der Krümmung der Kernmembran an, zeigen aber auch sonst mancherlei Biegungen und Knickungen in ihrem Verlauf. Was ihre Struktur anlangt, so enthalten sie eine ungefärbte oder schwach gefärbte Grundsubstanz (Linin) und in dieser eingebettet feine Chromatinkörner. Diese sind sehr unregelmässig aufgereiht in der Weise, dass zwischen gefärbten Fadenstücken von verschiedener Länge die achromatische Grundlage über kürzere oder längere Strecken frei zu Tage tritt. Besonders an den Enden der Fäden oder an deren Knickungsstellen finden sich schon jetzt etwas kräftigere Chromatinkörner.

Von Interesse ist der Umstand, dass man etwa vom Stadium der Figur 4 an deutlich wahrnehmen kann, dass die Fäden der Länge nach geteilt sind. Ich will damit nicht behaupten, dass die Spaltung erst zu dieser Zeit entsteht, sondern möchte nach meinen Beobachtungen im Gegenteil annehmen, dass sie schon früher, in den jüngsten Ovocyten (Fig. 1—3) vorgebildet ist, wie denn auch Haecker (16) dieselbe bei Canthocamptus und Cyclops sogar auf den Dyaster der letzten Teilung des Ureies zurückgeführt hat. Die letztere Angabe anzuzweifeln habe ich keinen Grund, um so weniger, als ich selbst (27) bei Selachiern ein ähnliches Verhalten feststellen konnte. Indessen fällt in den jüngsten von mir untersuchten Stadien von Cyclops (Fig. 1–3)

die Längsspaltung jedenfalls nur wenig in die Augen und zwar deshalb, weil die Spalthälften dicht beisammen liegen. Trotzdem glaube ich an einzelnen günstig verlaufenden Fadenstücken dieselbe schon in jener Zeit gesehen zu haben (vergl. bes. Fig. 1). Übrigens kommt bei Beurteilung dieser feinen Strukturveränderungen auch die Konservierung sehr in Betracht und endlich muss auch an die Möglichkeit gedacht werden, dass bei ein und derselben Species die Längsteilung je nach Intensität der Fortpflanzungsthätigkeit etwas früher oder später bemerkbar wird. Das von Haecker bearbeitete Cyclopsmaterial scheint mir aber, wie ich einigen Angaben entnehme, in regerer Proliferation begriffen gewesen zu sein, als das meinige.

Wie dem auch sei, es tritt im Stadium der Figur 4 die Längsspaltung zum ersten Mal scharf hervor, weil der Raum zwischen den Spalthälften jetzt weiter ist als vorher und die Fäden gleichzeitig dünner geworden sind. Die Spalthälften verlaufen nur über kürzere Strecken parallel, häufig lassen sie Überkreuzungen erkennen und nicht selten auch so innige Verschlingungen, dass man ihrem Laufe nicht mehr folgen kann. Im letzteren Fall ist namentlich bei Chromatinarmut des betreffenden Gerüstabschnittes nicht immer zu entscheiden, ob ein gespaltenes oder ungespaltenes Fadenstück vorliegt.

Während im Keimbläschen der Figur 5 noch die gleiche Beschaffenheit des Gerüstes vorhanden ist, macht sich in Figur 6 und namentlich in Figur 7a und b wieder eine Zunahme der Färbbarkeit und ein kräftigerer Bau der Fäden bemerkbar. Dies gilt namentlich für die Fadenenden, die sich durch intensiv gefärbte Verdickungen auszeichnen. Es ist, als ob das Chromatin vorzugsweise gegen diese Stellen und ebenso gegen einzelne andere, im Verlauf der Fäden selbst gelegene Anschwellungen zusammenströme, denn die dazwischen befindlichen Fadenstrecken sind oft auffällig feinkörnig und blass. Doch kommen auch jetzt schon Fadenstücke zur Ansicht, in denen die Chromatin-

körner in regelmässiger Reihenfolge über eine längere Strecke sich verfolgen lassen.

Während in dem feinen Gerüst der jüngeren Eier (Fig. 4) die Entscheidung nicht immer leicht ist, ob eine einfache Längsspaltung vorliegt oder eine doppelte, wie sie Brauer (9) kürzlich für Ascaris meg. beschrieben, kann in späterer Zeit der Wachstumsperiode, namentlich vom Stadium der Fig. 7 an, ein Zweifel in dieser Richtung nicht mehr aufkommen. Es hat sich nämlich inzwischen in dem erweiterten Kernraum der Knäuel aufgelockert, und die Chromosomen selbst sind stärker geworden und besser färbbar. Alle diese Umstände, namentlich aber die Anschwellung der Fadenenden, erleichtern jetzt die Beurteilung: Ich habe nun in den verschiedensten Ansichten der Fäden an ihren Enden immer nur zwei Chromatinkugeln gesehen, niemals deren vier, und muss daher in Übereinstimmung mit Haecker und vom Rath einfach gespaltene Fäden für die vorliegenden Stadien annehmen.

Die Überkreuzungen und Verschlingungen der Spalthälften erinnern an die von mir (27) für das Keimbläschen der Selachier beschriebenen Verhältnisse, abgesehen von dem Unterschied, dass bei den letztgenannten Wirbeltieren die Einzelfäden zwischen je zwei Kreuzungspunkten etwas weiter auseinander weichen als bei Cyclops, so dass ringähnliche Figuren, Achtertouren und ähnliche Bildungen entstehen. Dieser Unterschied ist indessen von untergeordneter Bedeutung und nicht einmal streng durchgeführt, denn bei Selachiern legen sich die Spalthälften nicht selten ebenfalls inniger aneinander und bei Cyclops hinwiederum bilden sie hier und da Figuren, die für Selachier typisch sind.

In Figur 8a—c sind drei auf einander folgende Schnitte durch ein etwas älteres Keimbläschen abgebildet, welche sämtliche Chomosomen des Kerns enthalten. Die Doppelfäden sind noch stärker geworden und haben weiterhin an Färbbarkeit gewonnen. Es dürfte sich dies, zum Teil wenigstens, aus dem

Umstande erklären, dass eine merkliche Verkürzung derselben unter Konzentration ihrer chromatischen Bestandteile stattgefunden hat. Mit der Verkürzung geht eine Streckung der bisher stark gewundenen Doppelfäden einher. Die zusammengehörigen Spalthälften eines Fadens lösen mehr und mehr ihre gegenseitigen Verschlingungen und zeigen die Tendenz, sich parallel zu legen.

In dem Stadium der Figur 7 und 8 kann man sich leicht davon überzeugen, dass ein segmentirter Fadenknäuel im Keimbläschen vorhanden ist. Ob dies schon in den jüngsten Eiern der Wachstumsperiode der Fall ist, d. h. ob in gleicher Weise wie bei Selachiern die getrennten Chromosomen vom Tochterknäuel des Ureies ab durch die ganze Wachstumsperiode hindurch persistieren, konnte ich bei meinen Copepoden nicht mit Sicherheit feststellen. Haecker neigt zu der Annahme, dass in jüngeren Ovidukteiern eine kontinuierliche Doppelfadenschlinge bei eiersacklosen Weibchen von Cyclops vorhanden sei. Ich selbst möchte nur das Eine behaupten, dass an meinen Objekten der gefärbte Teil des Fadenwerkes als solcher von Anfang an kein kontinuierlicher ist, sondern Unterbrechungen aufweist, wie schon oben mitgeteilt wurde. Ob aber die gefärbten Fadenstrecken schliesslich in freie Endigungen auslaufen, oder ob sie durch ungefärbte Züge unter sich zu einem Ganzen verknüpft sind, vermochte ich nicht zu entscheiden. Wohl kann man oft feststellen, dass sie sich in blasse oder ungefärbte Bahnen fortsetzen und dass sie auf diese Weise mit anderen, gefärbten Fadenstrecken vereinigt sind, aber ob dies durchgehends der Fall ist, lässt sich nicht sagen, denn oft entziehen sich diese achromatischen Stränge infolge ihrer zunehmenden Feinheit der weiteren Verfolgung. Übrigens würde, auch wenn sich darthun liesse, dass das gesamte Chromatingerüst durch feine Lininzüge zu einem kontinuierlichen Doppelfaden verknüpft ist, damit noch keine Berechtigung gegeben sein, einen „unsegmen-

tierten Knäuel" im gewöhnlichen Sinne des Wortes anzunehmen, denn achromatische Verbindungszüge zwischen völlig selbständigen Chromosomen sind schon mehrfach beobachtet worden, so z. B. zwischen den Vierergruppen von Ascaris und Gryllotalpa vor der Bildung der ersten Reifungsspindel. Will man diese Phase der Kernteilung überhaupt als einen Knäuel bezeichnen, dann muss man ihn doch sicher als einen „segmentierten" ansehen[1]).

### b) Die Nucleolen.

Es liegt nicht in meiner Absicht, in dieser Arbeit auf die Entstehung und die Bedeutung der Nucleolen näher einzugehen, doch soll wenigstens einiges von diesen, gerade bei Cyclops recht merkwürdigen Gebilden erwähnt werden, schon mit Rücksicht auf die Abbildungen, die sonst unverständlich bleiben würden.

In den kleinsten chromatinreichen Keimbläschen aus der Wachstumszone des Ovariums findet sich ein relativ grosser, rundlicher Nucleolus, der sich in Boraxkarmin so intensiv färbt, wie das Chromatin. Ausser ihm können schon jetzt ein oder auch ein paar kleinere ebenso gefärbte Körperchen vorkommen (vgl. Fig. 1). Haecker (17) bezeichnet denselben als Hauptnucleolus. Nach diesem Forscher soll nun in der weiteren Entwickelung ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den eiersacklosen und den eiersacktragenden Weibchen von Cyclops in Bezug auf die Nucleolen hervortreten. In den Keimbläschen der eiersacklosen Tiere soll der Hauptnulceolus erhalten bleiben und

---

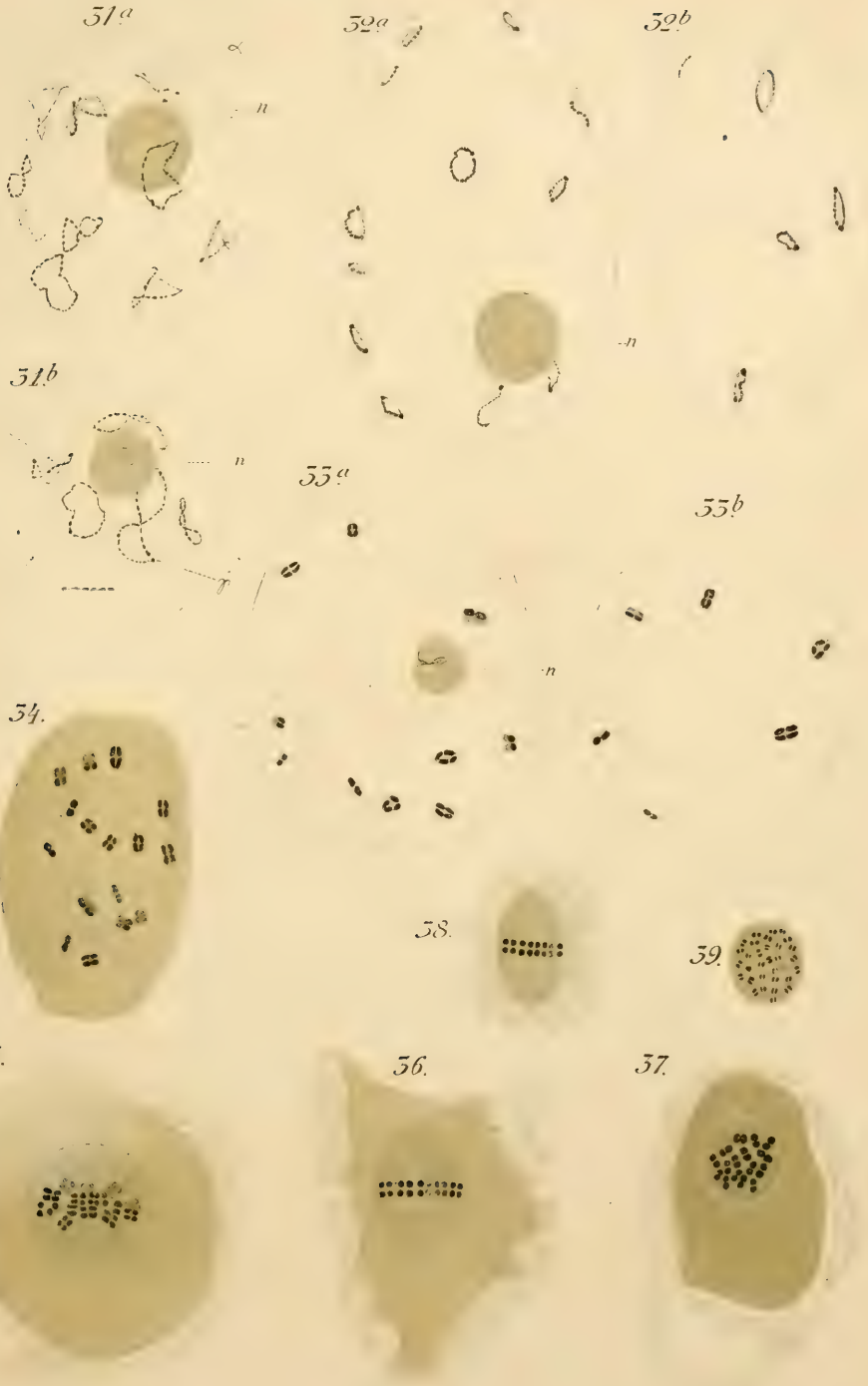
[1]) Weitere Untersuchungen werden lehren, ob eine Verbindung der Chromosomen durch Lininfäden im segmentierten Knäuel allgemein vorkommt. Im Keimbläschen der Selachier konnte ich eine solche nicht erkennen, doch ist die Sublimatbehandlung, die ich vorzugsweise anwandte, für diese Dinge nicht gerade günstig. Vielleicht gelingt es, durch andere Fixierungsmethoden solche Fäden sichtbar zu machen, denn theoretische Gründe scheinen dafür zu sprechen, dass auch hier die Chromosomen nicht völlig unverbunden sind.

wachsen; erst in einem späteren Stadium, wenn sich die Chromatinfäden schon für die erste Richtungsteilung zu Stäben verkürzen, treten neben dem wieder „kleiner werdenden Hauptnucleolus ein paar andere, nucleolenartige Körper auf", die ich, als belanglos für das Folgende, zunächst beiseite lasse. Bei den eiersacktragenden Weibchen dagegen erscheint schon im Ovarium, also in einem frühen Stadium der Wachstumsperiode, neben dem Hauptnucleolus, der hier klein bleibt, ein schwächer färbbarer „Nebennucleolus". Dieser wächst alsdann beträchtlich und entwickelt sich in den Ovidukteiern zu eigentümlichen, knäuelartig gewundenen Gebilden, an deren Stelle auch „ein Haufen von zahlreichen, unregelmässig geformten Körperchen oder Bläschen" vorhanden sein kann. Soweit Haeckers Befunde

Ich selbst habe nun sowohl den blassen „Nebennucleolus" in Ovarialeiern, als die knäuelartigen Bildungen in Oviducteiern gesehen, aber im Gegensatz zu Haeckers Angaben auch bei eiersacklosen Tieren und zwar als durchaus regelmässiges Vorkommnis. Es können sonach die von Haecker statuierten Unterscheidungsmerkmale für eiersacktragende und für eiersacklose Tiere, soweit sie die Nucleolen betreffen, allgemeine Gültigkeit bei Cyclops nicht beanspruchen, wenn sie auch an Haeckers Material vorhanden sein mögen.

Was nun meine Befunde im Speziellen anlangt, so ist schon im Stadium der Fig. 2 der blasse „Nebennucleolus", der oft eine centrale, nie eine rein wandständige Lage, wie ein Teil der übrigen Nucleolen, einnimmt, schon vorhanden. Ausserdem erkennt man in dieser Abbildung eine Anzahl intensiv gefärbter Nucleolen, die zum Teil der Kernwandung dicht anliegen. Einer oder einige sitzen auch häufig dem blassen Nucleolus kappenartig auf, wie Haecker ganz richtig gesehen hat.

Das gleiche gegenseitige Verhältnis zeigt Fig. 3. Es ist daher schon deshalb anzunehmen, dass der grössere Nucleolus dieser Figur durch Wachstum und mässige Zunahme seiner




F. Schumacher del.
Lith. Anst. v. C. Voigt, Göttingen
Verl. v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Färbbarkeit aus dem blassen Nebennucleolus der Fig. 2 hervorgegangen ist, vielleicht unter Mitbeteiligung der intensiv gefärbten Nucleolen. Die letzteren sind schon im Stadium der Fig. 3 relativ zurückgeblieben in der Entwickelung und von Fig. 4 ab nicht mehr vorhanden, wenigstens nicht als selbständige, intensiv färbbare Körper, wie zuvor. Dafür ist der „Nebenucleolus" weiter gewachsen. Er scheint aus kugelartigen Unterabteilungen zu bestehen, die, an seiner Oberfläche sich vorbuchtend, dem Ganzen ein maulbeerartiges Aussehen geben. Auch zieht er sich häufig schon jetzt in grössere Fortsätze aus. Während er anfänglich ein kompaktes Gefüge besitzt, lockert er sich später auf. Schon frühzeitig sieht man in seinem Innern einen lichteren Raum, und später entrollt er sich zu knäuelartig gewundenen Zügen (Fig. 5 u. 6), die ein sehr wechselndes Ansehen bieten, Sehr häufig bilden sie eine einzige, ziemlich einfach verschlungene Figur, ein Achtertour, ein S (Fig. 6) u. a., neben der jedoch noch ein oder ein paar kleinere kugelige Stücke im Keimbläschen liegen können. Wer diesen in Karmin sich intensiv färbenden Knäuel zum ersten Mal erblickt bei schwächerer Vergrösserung, bei der man das zarte Chromatingerüst des Kernes übersieht, der wird ihn leicht für eine Chromosomenkette halten können. Speziell dem Chromatinknäuel, der bei Selachiern vor der ersten Richtungsspindel auftritt, sieht er bei schwächerer Vergrösserung zum Verwechseln ähnlich. Er ist nämlich an meinem Objekt nicht einheitlich gebaut und homogen, wie ihn Haecker abbildet, sondern zusammengesetzt aus rundlichen Anschwellungen, die in einer Reihe hinter einander liegen, stellenweise getrennt durch schwach gefärbte, schmälere Zwischenstücke. Man könnte daher das Ganze als eine Kette von Kugeln bezeichnen. Die gröberen Anschwellungen scheinen wieder aus kleineren Unterabteilungen zu bestehen. Indessen sind nicht alle Vorbuchtungen des Stranges durch echte Verdickungen bedingt, sondern oft nur durch kleinere enge Windungen desselben.

Dass der Strang sich wirklich aus rundlichen Stücken zusammensetzt, lehrt nicht nur das Auftreten heller Unterbrechungsstellen, sondern vor allem der Umstand, dass diese Stücke in gleichaltrigen Keimbläschen, statt zu einer Kette verbunden zu sein, auch frei vorkommen können. Häufig findet man im Keimbläschen keine anderen Nucleolen als solche kugelige Gebilde, deren in Fig. 6 eines ($n^1$) dargestellt ist. Dann wieder trifft man kürzere, gestreckte oder gewundene Kettenstücke in der Mehrzahl an, die, wenn sie gerade in der Vierzahl beisammenliegen, an die Viererstäbchen von Ascaris erinnern.

In etwas späteren Stadien (Fig. 7) verlieren diese Bildungen an Färbbarkeit, erscheinen aber zunächst noch immer in sehr wechselnder Form. Man trifft entweder einen mehr kompakten Substanzhaufen oder meistens eine Anzahl durch das Keimbläschen zerstreuter Stücke. Hingegen ist der einfach gewundene, einheitliche Knäuel der Fig. 6 in dieser Zeit nicht mehr vorhanden. Häufig aber sieht man (Fig. 7) ein vielfach verschlungenes, sehr unregelmässig angeordnetes Fadensystem. Die Fadenstücke sind dünner geworden und haben an Färbbarkeit verloren, streckenweise erscheinen sie mehr homogen, dann wieder lassen sie deutlich eine Zusammensetzung aus Kügelchen oder Bläschen erkennen. Das Ganze macht den Eindruck, als ob die Masse gegen früher gequollen und etwas flüssiger geworden wäre. Wenn diese Stränge noch feiner sind, als in Fig. 7, kann man sie bei mittlerer Vergrösserung mit den Chromosomen des betreffenden Stadiums verwechseln, die ihrerseits inzwischen kräftiger geworden sind. Die Chromatinfäden unterscheiden sich indessen von den beschriebenen Bildungen dadurch, dass sie feiner sind, schärfer und bestimmter erscheinen und vor allem dadurch, dass intensiv gefärbte Körner (Mikrosomen) reihenweise in ihnen liegen.

Es ist schwierig zu entscheiden, ob die beschriebenen, sehr wechselvollen Bilder der Ausdruck nur für verschiedene Funktions-

zustände des Nucleolus sind, oder für einzelne, zum schliesslichen Zerfall führende Entwickelungsstufen. Vielleicht ist beides Fall, vielleicht laufen auch noch individuelle Differenzen mit unter. Man wird von vornherein geneigt sein, alle diejenigen Formen, welche ein Abblassen der ursprünglich gut färbbaren Gebilde zeigen, als Degenerationszustände zu betrachten, welche der schliesslichen Auflösung vorangehen. Dies würde zunächst für das Stadium der Fig. 7 gelten und eventuell auch für den Zustand getrennter Kettenstücke und Kugeln, wenn dieselben, wie in den älteren Keimbläschen, ebenfalls abgeblasst sind. Sieht man aber den Verlust der Färbbarkeit ohne weiteres für ein Zeichen der Degeneration an, dann muss man mindestens annehmen, dass die letztere in verschiedenen Entwickelungsstufen des Keimbläschens vor sich gehen kann, denn ich habe auch in Keimbläschen vom Alter der Fig. 7, und selbst in noch älteren, kräftig gefärbte, rundliche, ziemlich kompakte Nucleolen gesehen, welche den Jugendformen der Fig. 4 nicht unähnlich waren.

Nachdem die voluminösen, knäuelartigen Nucleolenbildungen gänzlich verschwunden sind, finden sich nur mehr ein oder einige wenige kleinere kugelige Nucleolen vor, die in ihrem Innern helle, vacuolenartige Stellen erkennen lassen (Fig. 8). Es sind das Bildungen, wie sie in den Keimbläschen vieler Tiere (auch Wirbeltiere) schon gefunden wurden. Anfangs gut färbbar, blassen sie später ab und werden kleiner, bis sie schliesslich mit Eintritt der eigentlichen Reifeperiode schwinden.

## 2. Die Reifeperiode. (Figg. 9—22.)

Der Eintritt der Reifeperiode macht sich, wie schon oben bemerkt, durch Veränderungen bemerkbar, die das Keimbläschen als Ganzes erleidet. Es wird kleiner unter Zunahme der Färbbarkeit seiner Grundsubstanz und erhält eine längliche, etwa eiförmige Gestalt. Der Nucleolus nimmt weiter

an Grösse ab und schwindet schliesslich. Die nächsten Veränderungen der Chromosomen sind aus Fig. 9 und 10 zu ersehen, von denen die erstere ein Keimbläschen auf zwei Querschnitten, die letztere auf zwei Längsschnitten darstellt. In den beiden Schnitten (*a* und *b*) eines jeden dieser Keimbläschen sind sämtliche Chromosomen enthalten. Keiner der letzteren ist durch das Messer getroffen. Die Doppelfäden haben sich jetzt soweit verkürzt, verdickt und gestreckt, dass man sie besser als Doppelstäbe bezeichnet. Sie sind entweder gerade, oder beschreiben eine einfache Krümmung. Einzelne, auf die ich später zurückkomme, sind winkelig abgeknickt. Die Spalthälften eines Stäbchenpaares, mag dasselbe gerade, gebogen oder geknickt verlaufen, sind unter sich parallel gestellt. Überkreuzungen, wie bei $\gamma$ in Fig. 10 b, kommen als Reminiszenzen früherer Zustände nur mehr als Ausnahme vor. Die Stäbchenpaare liegen noch immer in der Peripherie des Keimbläschens und halten hier eine sehr verschiedene Richtung ein; wie die Figuren zeigen, verlaufen sie zum Teil in der Ebene des Gesichtsfeldes, zum Teil schräg oder senkrecht zu derselben. Im letzteren Fall erscheinen sie in den Abbildungen als Doppelkugeln. Es wurden übrigens im Interesse der Deutlichkeit für die Figuren dieses und aller folgenden Stadien möglichst solche Schnitte ausgewählt, welche die Mehrzahl der Stäbe von der Langseite und nicht von dem schmalen Ende zeigen. Vollständige Deckungen des einen Stäbchens durch das andere, wie bei den Chromosomen von Ascaris, sind zu dieser Zeit verhältnismässig nicht häufig, weil der trennende Spalt breit ist' und geringgradige Abweichungen vom Parallelismus namentlich an den Enden der Stäbe oft vorkommen. Man kann daher von den verdeckten Stäben bei tiefer Einstellung häufig wenigstens ein Ende erkennen, wie z. B. bei $\alpha$ und $\beta$ in Fig. 9 und bei $\alpha$ und $\beta$ in Fig. 10.

Was die Struktur der Stäbe anlangt, so setzen sich die-

selben aus einer Reihe von Chromatinkügelchen (Mikrosomen) zusammen. Die Zahl der letzteren lässt sich aber infolge ihrer mangelhaften Abgrenzung nicht leicht bestimmen. Ich schätze sie auf ungefähr sechs in den Stäben von mittlerer Länge. Jedenfalls ist ihre Zahl eine weit geringere, als diejenige der feineren Chromatinkörner in den Fäden der vorausgegangenen Stadien. Die Endanschwellungen der Stäbe sind noch teilweise deutlich, verlieren sich aber von nun ab.

Der jetzt folgende Entwickelungsvorgang bis zu der Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialplatte der I. Richtungsspindel scheint verhältnismässig rasch abzulaufen; wenigstens traf ich dieses Stadium weit seltener an, als die fertige Äquatorialplatte. An meinem reichen Schnittmaterial konnte ich diese Veränderungen, soweit sie die Chromosomen betreffen, Schritt für Schritt verfolgen und will sie auch wegen ihrer Bedeutung, die sie für die Auffassung des ganzen Reifungsvorganges besitzen, dem Leser in ihren einzelnen Phasen vorführen.

Betrachten wir zunächst das Keimbläschen als Ganzes und die Entstehung der Spindel. Der Kern behält seine ovoide Gestalt bei (Fig. 11 und 13), nimmt noch etwas an Färbbarkeit zu und, wie es scheint, an Grösse noch etwas ab. Die geringe Volumverminderung tritt infolge der individuellen Schwankungen an den abgebildeten Längsschnitten nicht hervor, wohl aber an den Querschnitten (vgl. Fig. 12 mit Fig. 15 u. 16). Es erscheinen jetzt fast regelmässig Spalträume zwischen dem Kern und dem umgebenden Dotter, die auf eine stattgehabte Schrumpfung hinweisen. Es ist möglich, dass die letztere ein Artefakt ist; da sie aber an den jüngeren, ganz ebenso behandelten Eiern nicht eingetreten ist, so muss ihre Ursache doch in letzter Instanz in einem veränderten Zustand der Kerngrundsubstanz, etwa in einer Neigung zu Flüssigkeitsabgabe, beruhen. Die seitliche Ausbuchtung des Keimbläschens der Fig. 11 a weist übrigens darauf hin, dass möglicherweise auch eine Abspaltung

oder Abschnürung von peripheren Substanzteilen vor sich geht (vgl. auch den Querschnitt von Fig. 15). Während man das Keimbläschen der Fig. 11 noch als solches bezeichnen darf, muss dasjenige der Fig. 13, 14 und 17 in Anbetracht seiner regelmässigeren Form und der in seinem Innern wahrnehmbaren Spindelfasern schon als Anlage der I. Richtungsspindel angesehen werden. Die Spindelfasern treten bei der Sublimatbehandlung nicht sehr scharf hervor, aber doch deutlich genug, um ihr Vorhandensein konstatieren zu können. Sehr klar sind dieselben in dem Anschnittsbild der Fig. 19 a zu erkennen, wo sie durch ihre beträchtliche Dicke auffallen. Die Spindelfigur ist hier merklich in die Länge gestreckt, was zum Teil vielleicht Folge einer Kompression des Eies durch Nachbareier ist. Im übrigen besitzt sie noch die breiten, abgerundeten Pole, wie in jüngeren Phasen. Bis zu dieser Entwickelungsphase ist die Spindel scharf gegen den Dotter abgegrenzt durch einen dunklen Konturstreifen, den ich seinem Aussehen nach für eine Keimbläschenmembran erklären würde, wenn das Stadium ein jüngeres wäre. Erst nachdem die Einstellung der Chromosomen in den Äquator der Spindel vollendet ist (Fig. 20 im Längsschnitt, Fig. 21 u. 22 im Querschnitt), ist dieser Kontur verschwunden und liegt die inzwischen abermals kleiner gewordene Spindel frei im Dotter.

Die Centrosomen fallen in meinen Sublimatobjekten nicht sehr in die Augen, an einzelnen Eiern sind sie überhaupt nicht zu erkennen. Da, wo ich sie nachweisen konnte (Fig. 14, 18 und 19), erscheinen sie als kleine Kugeln innerhalb des Kernes. Sie liegen hier ganz peripher und unterscheiden sich durch ihre intensive Färbung von ihrer Umgebung.

Was ich über die Entstehung der I. Richtungsspindel bei Cyclops str. ermitteln konnte, lässt sich sonach in folgendem zusammenfassen: Das Keimbläschen wandelt sich als solches unter Volumverminderung (die vielleicht auf Flüssigkeitsabgabe oder Abspaltung peripherer Schichten oder

auf beide Momente zugleich zurückzuführen ist), ferner unter Zunahme seiner Färbbarkeit und Annahme einer ovoiden Gestalt zur ersten Richtungsspindel um. An den Polen dieser, aus dem Keimbläschen stammenden ovoiden Figur, aber noch innerhalb derselben gelegen, befinden sich die Centrosomen.

Wenden wir uns nun den Chromosomen zu und betrachten zunächst die Lageveränderungen, welche dieselben innerhalb des Keimbläschens und der Spindelanlage eingehen. Während im Stadium der Fig. 10 die Doppelstäbe noch anscheinend ziemlich irregulär in der peripheren Schicht des Keimbläschens verteilt sind, rücken sie nun, wie Fig. 11 und noch mehr die etwas ältere Entwickelungsstufe der Fig. 13 zeigen, von den Polen des ovoiden Keimbläschens ab. Sie sammeln sich in einer, zunächst noch ziemlich breiten, äquatorialen Zone des Keimbläschens an. Dass sie auch innerhalb der letzteren noch ihre periphere Lage beibehalten, d. h. die Umgebung der zukünftigen Spindelachse frei lassen, lehren Querschnitte von den betreffenden Stadien (Fig. 12 und 15). Diese Schnitte zeigen ferner, dass die Chromosomen in zwei einander gegenüberliegenden Gruppen zu beiden Seiten der Spindelachse sich angehäuft haben, eine zu dieser Zeit häufige Anordnung, die in ihren Einzelheiten jedoch individuellen Schwankungen unterliegt. So besteht in Fig. 12 die eine Gruppe aus drei, die andere aus acht Stäbchenpaaren, während in Fig. 15 das Verhältnis von 5 zu 6 herrscht und von der kleineren Gruppe wieder zwei Doppelstäbe sich als Untergruppe isolieren. Auch in dem Schrägschnitte der Fig. 14 sind die beiden Gruppen vorhanden und durch verschieden tiefen Ton der Zeichnung kenntlich gemacht, (die dem Beschauer zugewendeten Doppelstäbe sind dunkel gehalten, die tiefer gelegenen blass). Auch hier enthält die eine Gruppe fünf, die andere sechs Doppelstäbe.

Eine etwas spätere Entwickelungsphase tritt uns auf dem

Längsschnitt der Fig. 17 entgegen. Hier haben sich die Chromosamen noch weiter von den Polen entfernt und gegen die Äquatorialebene zusammengedrängt. Innerhalb der letzteren sind sie ferner von der Peripherie gegen das Centrum, d. h. die Spindelachse, zugerückt. Es erscheint daher der periphere Teil der Äquatorialebene, welcher vorher der bevorzugte Sitz der Chromosomen war, leer, das freie Feld im Bereich der Spindelachse dagegen von Chromosomen erfüllt. Der Querschnitt der Fig. 16 zeigt im Vergleich mit dem der Fig. 12 und 15 die geschehene Veränderung. Im weiteren Verlauf der Entwickelung (Fig. 18 und 19) verschwindet diese chromosomenfreie periphere Zone als solche wieder; ob ihre Substanz in die Spindel aufgenommen wird unter Formveränderung des Ganzen, oder ob sie zu Grunde geht, kann ich nicht entscheiden.

In Fig. 18 und 19 sind die Chromosomen schon nahezu vollständig in den Äquator der Spindel eingestellt. Es tritt dieses Verhalten in den beiden Abbildungen nicht so deutlich hervor, als am Präparat, weil in die Zeichnungen sämtliche, bei verschiedener Einstellung sichtbare, Chromosomen eingetragen wurden. In Fig. 20 hingegen, einem Längsschnitt durch eine noch etwas ältere Spindel, ist die Einstellung vollendet, wie auch die Zeichnung demonstriert. Die Reihe der dunkel gehaltenen Chromosomen ist bei hoher, die darüber liegende Reihe der blassen Chromosomen bei tieferer Einstellung sichtbar. Die Fig. 20 enthält übrigens nicht sämtliche Chromatinportionen, denn ein Teil der letzteren liegt in dem nicht abgebildeten Nachbarschnitte. Der zugehörige Querschnitt der Fig. 21 zeigt ebenfalls die Chromosomen genau in die Ebene des Äquators eingestellt.

Wie die Chromosomen während ihrer Einstellung in die Äquatorialebene nicht nur den Ort, sondern auch ihre Richtung allmählich verändern, wird durch Fig. 11 bis 21 gleichfalls deutlich demonstriert. Fassen wir dieselben vorläufig noch als Doppelstäbe auf, so zeigt sich in Fig. 11 die Längsachse dieser

Stäbe in allen möglichen Richtungen. Auffallend viele stehen senkrecht zur Äquatorialebene, andere schräg und nur ganz wenige parallel zu ihr. Die Altersstufen der Figg. 13, 14, 17 und 18 zeigen nun, wie nach und nach sämtliche Doppelstäbe mit ihrer Längsachse parallel zur Ebene des Äquators gerichtet werden. Die gegenseitige Lagerung je zweier Einzelstäbe eines Paares regelt sich dabei in der Weise, dass sie schliesslich senkrecht über einander zu liegen kommen: Der trennende Längsspalt gelangt genau in die Ebene des Äquators, die eine Spalthälfte wird dem einen, die andere dem anderen Pol zugewendet. Es liegen mit anderen Worten in der fertigen (Fig. 20) oder der nahezu fertigen (Fig. 18 und 19) Äquatorialplatte die Spalthälften jedes Paares derart, dass sie sich auf beide Tochterplatten verteilen. Es werden somit durch die erste Richtungsspindel die Produkte der zu Anfang der Wachstumsperiode auftretenden Längsspaltung von einander geschieden werden, und verhält sich daher diese Theilung im Prinzip nicht anders wie jede andere Karyokinese; sie ist, um mit Weismann zu reden, eine Äquationsteilung.

Sehr schön zeigt sich auch in der Polansicht der Spindelanlage, wie diese Einstellung allmählich fortschreitet: in Fig. 12 decken sich in der Polansicht nur zwei Doppelstäbe ($\alpha$ und $\beta$), in Fig. 15 schon mehr als die Hälfte und in Fig. 16 sämtliche. Die Deckung ist aber hier infolge der Länge der Stäbe und der noch nicht ganz vollendeten Einstellung vielfach eine unvollständige, denn man erkennt einen guten Teil der tiefer gelegenen, in der Zeichnung blassgehaltenen, Stäbe auch bei reiner Polansicht der Spindel. Dies ändert sich erst im Stadium der Fig. 21. Hier decken sich die stärker verkürzten Stäbe so vollständig, dass bei reiner Polansicht von den tiefer gelegenen so gut wie nichts zu erkennen ist. Instruktiv ist auch die schräge Polansicht einer

Spindel, Fig. 22 a und b, von genau der gleichen Altersstufe wie Fig. 21. Der in der Zeichnung links und oben gelegene Umfang des Äquators erscheint bei hoher Einstellung, es steht also die Äquatorialplatte in einer dem Beschauer zugeneigten Ebene. Infolge dessen müssen die tief gelegenen Einzelstäbe neben ihren oberflächlichen Partnern sichtbar werden und zwar am linken und oberen Umfang der letzteren, was in der That, wie die Zeichnung ergiebt, bei fast allen (nur $\alpha$ in Fig. 22 a macht eine Ausnahme) der Fall ist.

Während die Stäbchenpaare sich gegen die Äquatorialebene zu bewegen, geht mit ihnen eine bemerkenswerte Veränderung vor: sie teilen sich der Quere nach, so dass aus jedem Doppelstab vier kürzere Stäbchen entstehen (Fig. 11 bis 22). Von den bekannten Viererstäbchen der Ascariden unterscheiden sich diese Gebilde durch die gegenseitige Lagerung der Einzelstäbe. Während sie bei Ascaris die Kanten eines vierseitigen Prismas bilden, liegen sie bei Cyklops in einer Ebene und stellen die zwei Langseiten eines Rechteckes her, indem immer je zwei Einzelstäbe, hinter einander liegend, zusammen eine Langseite bilden.

So verhalten sie sich wenigstens in ihrer einfachsten Anordnung, bei welcher eine Knickung an der Stelle des Querspaltes nicht vorhanden ist. Indessen bieten die einzelnen Vierergruppen, namentlich zu Anfang, sehr wechselnde Bilder dar. Zunächst ist bei einem Teil derselben der Querspalt nicht sehr in die Augen fallend, indem er nur in Form eines etwas helleren chromatinärmeren Fadenstückes erscheint, das sich erst bei genauerem Zusehen von den ebenfalls helleren Grenzlinien der einzelnen Mikrosomen unterscheiden lässt[1]). Das Auffinden

[1]) Auch noch bei älteren Spindeln tritt in reiner Polansicht (Fig. 21) der Querspalt weniger hervor, als in schräger Polansicht (Fig. 22) oder Seitenansicht (Fig. 20) desselben Stadiums, aus dem einfachen Grunde, weil bei reiner Polansicht unter dem einem Hauptstab noch ein zweiter liegt.

dieser Stellen wird jedoch wesentlich erleichtert, wenn man auf die Verlaufsrichtung der Stäbe achtet. Diese zeigen nämlich an der Unterbrechungsstelle häufig eine leichte winklige Knickung. Es sind in der Regel dann beide Hauptstäbe winklig abgebogen, und zwar entweder in der gleichen Richtung und im gleichen Grade, so dass der parallele Verlauf derselben gewahrt ist, oder sie sind in verschiedener Richtung oder ungleichem Grade gebrochen, oder endlich, es ist nur einer derselben abgeknickt, in welchen Fällen dann übereinstimmend eine Divergenz der Stäbe hervortritt. Die Knickung ist oft nur eine geringe, erscheint aber trotzdem für das Auge sehr deutlich, weil sich die Stäbe in diesen Stadien ausserordentlich scharf von dem Untergrund abzeichnen, als ob sie mit der Reissfeder gezogen wären. Bei vielen Doppelfäden ist aber die Querteilung von Anfang an eine sehr deutliche, so dass sie auch ohne die Knickung sofort auffällt, weil die Lücke zwischen den Querstücken weit klafft. Aber auch in diesen Fällen wird der Spalt stets durch einen Linin streifen überbrückt, der die Querstücke in Verbindung hält, während der ursprüngliche Haupt- und Längsspalt, der meist weiter ist, als der Querspalt, von ähnlichen Verbindungszügen nicht durchsetzt wird. Es sind somit die primären Haupt- oder Längsstücke im Gegensatz zu den sekundären Querstücken unter sich unverbunden, oder richtiger, sie erscheinen unverbunden; denn würde jeder Zusammenhang zwischen ihnen fehlen, so würde der Einstellungsmechanismus derselben in die Äquatorialebene nach unseren heutigen Vorstellungen kaum zu verstehen sein. Vielleicht gelingt es durch andere Fixierungsmethoden, auch zwischen den Hauptstäben achromatische Verbindungsstücke darzustellen.

Was nun den Sitz des Querspaltes anlangt, so befindet sich derselbe bei je zwei zusammengehörigen Hauptstäben immer an derselben Stelle. Die Unterbrechung

des einen Hauptstabes liegt derjenigen des anderen gerade gegenüber. Bei den verschiedenen Doppelstäben eines Kernes aber nimmt der Querspalt eine wechselnde Stelle ein, wie die Figuren lehren. Nur einen Teil der Doppelstäbe trennt er genau in ihrer Mitte durch, so dass zwei Stäbchenpaare von gleicher Länge entstehen. Viele Doppelstäbe dagegen zerlegt er in Paare von ungleicher Länge. So zählt man nicht selten in den Stäbchen des einen Paares je drei, in denen des anderen je zwei oder gar nur je ein einziges, allerdings dann etwas verdicktes Mikrosoma. Wenn jemand trotz des vorgelegten Beweismateriales noch daran denken wollte, dass die vierteiligen Chromatinportionen durch eine zweite Längsspaltung entstehen, so müsste er allein durch die sehr häufige ungleiche Länge der vier Stäbchen von dieser Ansicht bekehrt werden.

Ehe wir weiter gehen, noch ein Wort über den Zeitpunkt, in welchem die Querteilung erscheint. Sie tritt, wie erwähnt, im Stadium der Fig. 11, also dann, wenn die Chromosomen gegen den Äquator des Keimbläschens vorzurücken anfangen, deutlich hervor als eine allen Doppelstäben gemeinsame Erscheinung. Indessen lässt sich die Vorbereitung zur Querspaltung schon in jüngeren Stadien (Figg. 8—10) erkennen, an manchen Doppelstäben sogar recht deutlich. Es ist daher sehr wohl möglich, dass man mit anderen Behandlungsmethoden die Querteilung in noch früherer Zeit wird sichtbar machen können, als mir dies gelungen. Im übrigen darf man nicht alle Querteilungen der Doppelfäden in den jüngeren Stadien der Figg. 8—10 mit der geschilderten letzten Querspaltung in Beziehung bringen. So hat z. B. diejenige des Doppelfadens $\alpha$ in Fig. 8b und des Doppelstabes $\gamma$ in Fig. 9b vermutlich eine andere Bedeutung; sie teilen, wie weiter unten bei Besprechung der Chromosomenzahl gezeigt werden soll, wahrscheinlich den Faden erst in Elemente, die später einer nochmaligen Querspaltung unterliegen. Vollends aber würde es falsch sein, in den Fäden noch jüngerer

Stadien, in welchen sich das Chromatin noch nicht konzentriert hat, alle Unterbrechungen des färbbaren Teiles als Vorläufer der späteren Querteilung zu betrachten. Eher liesse sich die in früherer Zeit, namentlich in Fig. 8, so deutliche Ansammlung des Chromatins in den anschwellenden Fadenenden vielleicht mit der späteren Querteilung in genetischen Zusammenhang bringen. Man könnte sich denken, dass die Art der Konzentrierung des Chromatins, bei welcher das Fadenmittelstück sich von vornherein im Nachteil gegenüber den Endstücken befindet, die spätere totale Unterbrechung des Fadens einleitet. Indessen würde gegen eine Übertragung dieses Satzes auf andere Objekte schon der Umstand sprechen, dass bei Ascaris ebenfalls Verdickungen der Chromosomenenden vorhanden sind in Stadien, in denen eine Querteilung sicher nicht zu erwarten ist.

Während der Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialebene macht die Verkürzung der Stäbe weitere Fortschritte, so dass schliesslich die vierteiligen Chromatinportionen auch in ihrem äusseren Ansehen den bekannten „Vierer-kugeln“ ähnlich werden, die in der I. Reifungsspindel verschiedener Tiere, namentlich Arthropoden[1]), gefunden wurden. In der Polansicht der fertigen Äquatorialplatte erscheinen diese Gebilde als Doppelkugeln, weil stets das eine Paar verdeckt ist, in der Seitenansicht der Spindel bald als Doppel-, bald als Viererkugeln, je nachdem sich die schmalen Enden oder die Langseiten der quergeteilten Doppelstäbe präsentieren[2]).

Bei Cyclops tritt diese extreme Verkürzung nicht gleichzeitig an allen Chromosomen auf. So sehen wir in Fig. 11 b nur eine einzige Gruppe ausgesprochener Viererkugeln, in Fig. 15 zwei

[1]) Auch bei Selachiern habe ich dieselben gefunden.

[2]) Wie oben erwähnt, habe ich im Interesse der leichteren Verständlichkeit solche Seitenansichten der Spindeln für die Abbildungen ausgesucht, in denen die meisten Chromatinportionen ihre vier Unterabteilungen dem Beschauer zuwenden.

bis drei, und in manchen gleichalterigen Keimbläschen noch gar keine. Erst im Stadium der Fig. 19 sind sie in der Mehrzahl vorhanden und in der fertigen Äquatorialplatte der Figg. 20—22 endlich findet man sie ausschliesslich vertreten. Diese letzteren Figuren ergeben zugleich, dass die Verkürzung auch jetzt noch nicht durchgehends reine Kugelformen zustande gebracht hat, sondern, dass die Hauptachse der früheren Stäbe noch häufig kenntlich ist. Es bilden die zwei Querstücke eines ursprünglichen Hauptstabes, besonders wenn die Knickung zwischen ihnen sich erhalten hat, mit Vorliebe zusammen die Form eines kurzen Kommas oder eines Kümmelkornes (Fig. 21 u. 22).

Auch wenn die Unterabteilungen einer Gruppe reine Kugelform besitzen, kann man den Querspalt meist noch deutlich von dem ursprünglichen Längsspalt unterscheiden, durch die oben erwähnte Lininverbindung und häufig auch durch seine geringere Weite. Schon nach diesen Merkmalen lässt sich die Orientierung des Längs- und Querspaltes zur Äquatorialebene der ersten Richtungsspindel selbst an den Viererkugeln noch beurteilen. Mit völliger Sicherheit aber und ohne jede Schwierigkeit kann man diese Einstellung erkennen, wenn man sich an die etwas jüngere Entwickelungsphase der Vierergruppen, an die ausgesprochenen Viererstäbchen hält. Wie Figg. 14, 17, 18 und auch noch Fig. 19 und 20 unzweideutig lehren, stellt sich der Längsspalt in die Ebene des Äquators ein. Dies wurde oben schon dargelegt. Jetzt aber lässt sich dem noch hinzufügen, dass der Querspalt senkrecht zur Äquatorialebene sich einstellt. Verhalten sich die Vierergruppen während der Reifungsteilung hier nicht anders als bei allen übrigen Tieren, bei welchen solche bis jetzt gefunden wurden, dann werden in der zweiten Richtungsspindel die Querstücke von einander geschieden werden, d. h. es wird die zweite Richtungsteilung eine Reduktionsteilung im Sinne Weismanns sein.

Zum Schluss mögen noch die Zahlenverhältnisse der Chromosomen erörtert werden. Ich habe in der ersten Richtungsspindel von Cyclops bei Polansicht wiederholt 11 Vierergruppen gezählt. Die Figg. 15, 16, 21 und 22 demonstrieren dies Verhältnis. Doch bemerke ich, dass sich meine Zahlenbestimmungen auf weit mehr Kerne erstreckt haben, als abgebildet wurden. Stets erhielt ich das gleiche Resultat. Die Zählungen sind bei Polansicht der fertigen oder nahezu fertigen Äquatorialplatte so leicht, dass Täuschungen ausgeschlossen sind. Selbst in der Seitenansicht der Spindelanlage kann man, so lange die Chromosomen noch locker liegen, ohne Aufwand von allzuviel Geduld, sichere Zählungen vornehmen. Da die Vierergruppen der ersten Reifungspindel bei allen bis jetzt untersuchten Tieren in der reduzierten Zahl auftreten, so wird die von mir bearbeitete Cyclopsspecies die Normalzahl von 22 Chromosomen in den Furchungszellen besitzen. Ich konnte den direkten Beweis hierfür durch Untersuchung der ersten Furchungskerne infolge Mangels an geeignetem Material bei Cyclops nicht erbringen, glaube aber kaum, dass man meine Schlussfolgerung deshalb anzweifeln wird, nachdem für so viele Tiere diese Thatsache von allen Autoren in übereinstimmender Weise festgestellt ist. Für Skeptiker verweise ich übrigens auf die unten folgende Beschreibung eines anderen Copepoden, des Diaptomus gracilis. Hier treten die gleichen Viererkugeln wie bei Cyclops in die erste Richtungsspindel ein und zwar in der Zahl von 16. In den ersten Furchungskernen liessen sich dementsprechend 32 Chromosomen nachweisen.

Die Zahl 11 resp. 22 ist eine etwas ungewöhnliche und hat mich überrascht, denn nachdem ich selbst bei drei anderen Copepoden 16 resp. 32 Chromosomen und Haecker bei seinem Cyclops strenuus deren 8 gefunden, wäre die Zahl 12 resp. 24 wahrscheinlicher gewesen, als die gefundene. Ich möchte dies Verhalten durch die Annahme erklären, dass bei den von mir untersuchten Tieren zu irgend einer Zeit der Entwickelung —

sei es nun der phylogenetischen oder ontogenetischen — ein Chromosoma abortiert ist[1]). Vielleicht kommt bei einem Teil der von mir untersuchten Tiere auch jetzt noch die Grundzahl 12 neben 11 vor. Ich habe in Stadien, welche der Bildung der Äquatorialplatte vorausgehen, z. B. Fig. 11, auch einige Kerne gefunden, die dafür sprechen, doch konnte ich gerade in diesen Fällen zu keinem sicheren Ergebnis gelangen, da immer der eine oder andere der Doppelstäbe durch den Schnitt getroffen war. Wenn man sich übrigens die geeigneten Schnitte aussucht, kann man schon vom Stadium der Fig. 8 ab Zählungen ausführen, doch lassen sich dieselben für die in Rede stehende Frage aus einem anderen Grunde nicht verwerten. Man findet nämlich in dieser Zeit in der Regel noch weniger Doppelstäbe als später, häufig deren zehn, wie in Figg. 8—10, oder auch nur neun. Es erklärt sich dies einfach dadurch, dass zu dieser Zeit nicht alle Doppelstäbe gleichwertig sind. Die Mehrzahl derselben liefert durch einmalige Querteilung in der oben beschriebenen Weise je eine Vierergruppe: Fast immer befindet sich einer oder einige unter ihnen, denen man es mehr oder weniger deutlich ansieht, dass sie zweien ihrer Genossen gleichwertig sind. Dies gilt z. B. für $\alpha$ in Fig. 8b, vielleicht auch für $\beta$ in Fig. 8c, ferner für $\gamma$ und vielleicht $\delta$ in Fig. 9*b*. Diese Gebilde zerfallen durch eine Querteilung zunächst in je zwei Doppelstäbe, welche den übrigen gleichwertig sind. Die Kriterien für diese höherwertigen Elemente sind: frühzeitige Querspaltung, durch welche oft der eine oder beide Stäbe weitgehender getrennt werden, als bei der letzten Querteilung (z. B. $\gamma$ in Fig. 9b), weiterhin: Verdickung der Stäbe an der Stelle des Querspaltes, die sonst nur an den Stabenden vorkommt ($\gamma$ in Fig. 9b, $\delta$ in Fig. 10b), ferner stärkere Knickung der Stäbe am Querspalt, so-

[1]) Möglich wäre es auch, dass es sich nur um einen vorübergehenden vielleicht scheinbaren Schwund eines Chromosoma handelt, der sich im weiteren Verlauf der Entwickelung wieder ausgleicht.

dass sogar spitzwinkelige Figuren entstehen und endlich eine beträchtliche Länge der Stäbe. Da diese Merkmale nicht immer gleich deutlich ausgeprägt sind, lassen sich nicht alle höherwertigen Stäbe als solche mit Sicherheit diagnostizieren, und liefern daher Chromosomenzählungen zu dieser Zeit kein exaktes Resultat. Als Beispiel hierfür lässt sich Fig. 8 a—c anführen, welche sämtliche Chromosomen des Keimbläschens enthalten, ohne dass eines durch den Schnitt zerteilt wäre. Rechnet man hier nur das Fadenpaar $\alpha$, das eine vollständige Unterbrechung zeigt, als doppelwertig, dann bekommt man im ganzen elf, nimmt man noch das in seiner Wertigkeit fragliche Fadenpaar $\beta$ hinzu, so erhält man in Summa zwölf Doppelfäden. Ganz ebenso ergeht es einem mit den Doppelstäben von Fig. 9, die sich auf elf oder zwölf Stück belaufen, je nachdem man nur $\gamma$ oder noch $\delta$ als doppelwertig ansieht.

Solche Chromatinstücke höherer Einheit sind in der vorliegenden Periode der Reifung als Durchgangsstadien bei der Segmentierung des Knäuels auch von anderen Autoren schon beobachtet worden und zwar als ganz regelmässiges Vorkommnis. So teilt Brauer (8) mit, dass bei Branchipus, dessen Eireifung mit der von Cyclops auch noch in anderer Hinsicht Ähnlichkeit zeigt, der kontinuierliche Chromatinfaden der Wachstumsperiode sich nicht direkt in die zwölf, den Vierergruppen entsprechenden Segmente gliedert, sondern zuerst in sechs Stücke zerfällt, deren jedes durch abermalige Querteilung zwei Segmente liefert. Und bei Cyclops strenuus selbst gehen nach Häcker die acht Doppelstäbe, die den von mir in der Elfzahl gefundenen Stäbchenpaaren entsprechen, durch Querspaltung aus vier Doppelfäden jüngerer Stadien hervor. In diesen Fällen bilden sich, wie man sieht, sogar sämtliche Vierergruppen eines Kerns aus Elementen höherer Ordnung. Bei dem von mir untersuchten Cyclops können vom Stadium der Fig. 8 an nur einige wenige solcher höheren Einheiten

vorhanden sein. Doch ist mit Rücksicht auf die angeführten Litteraturangaben die Möglichkeit nicht abzuweisen, dass in noch jüngeren Stadien, in denen mir bis jetzt eine genaue Zählung nicht gelungen ist, der ganze Doppelfadenknäuel aus ihnen besteht. Sie müssten dann in der Zahl von fünf oder sechs vorhanden sein. Man könnte zu Gunsten dieser Ansicht den Umstand anführen, dass im Stadium der Fig. 8, wie die Abbildung zeigt, fast immer je zwei Doppelfäden einander auffallend benachbart liegen. Leider habe ich in dem nächstjüngeren Keimbläschen (Fig. 7) Zählungen nicht ausführen können. Fig. 7 a u. b enthalten zwar sämtliche Chromosomen des Keimbläschens, aber ein Teil derselben ist nachweislich durch das Messer entzwei geschnitten, womit jede, auch nur schätzungsweise, Zahlenbestimmung unmöglich wird.

## Heterocope robusta (Taf. XXIII/XXIV).

Die Schilderung der Eireifung von Heterocope beginne ich mit einem Stadium (Fig. 23), welches ungefähr dem der Fig. 7 bis 8 von Cyclops entspricht. Das Keimbläschen besitzt ausser einem runden, vakuolisierten Nucleolus 16 Chromatinfiguren. Diese sind in den zwei Schnitten der Fig. 23a und b vollständig enthalten, nur eine, rechts oben im Bild, ist durch das Messer getroffen. Beim ersten Anblick scheinen die meisten derselben nur wenig Übereinstimmung mit den Doppelfäden von Cyclops zu besitzen, insofern sie geschlossene Ringe darstellen, Ein Teil von ihnen bildet aber Achtertouren und diese schliessen sich schon näher an die Doppelfäden von Cyclops an, bei welchen Überkreuzungen in jüngeren Stadien (vergl. Figg. 4—8) ganz regelmässig vorkommen. Der Unterschied besteht nur darin, dass bei Cyclops die freien Enden je zweier sich kreuzender Fäden getrennt sind, und daher deutlich hervortreten, während sie bei den Achtertouren von Heterocope meist mit einander zusammenhängen, so dass ein einziger, in sich geschlossener

Faden vorzuliegen scheint. Indessen kann man auch bei dem letzteren Objekt an den Stellen, wo die Fadenenden zu suchen sind, nicht selten die Spuren einer Verschmelzung in Gestalt von knotenartigen Anschwellungen und scharf vorspringenden Ecken erkennen. Wenn dann, was zuweilen der Fall ist ($\alpha$ und $\gamma$ in Fig. 23 b), an den Verbindungsstellen eine Unterbrechung des Chromatins vorhanden ist, so wird die Übereinstimmung mit Cyclops eine vollständige, abgesehen von dem nebensächlichen Umstande, dass bei letzterer Species die Fäden mehr gestreckt verlaufen, und deshalb von Anfang an die Tendenz zu einer parallelen Lagerung je zweier Spalthälften hervortritt.

Auch die echten Ringfiguren von Heterocope bieten zuweilen direkten Anschluss an die Doppelfäden von Cyclops, so z. B. der Ring $\beta$ in Fig. 23 b, der nicht geschlossen ist, sondern an den zwei gegenüberliegenden Schmalseiten je zwei sich überkreuzende freie Fadenenden zeigt. Diese Chromatinfigur wird man, ebenso wie den Ring $\alpha$ in derselben Abbildung geradezu als einen Doppelfaden bezeichnen müssen. Von den gleichwertigen Gebilden bei Cyclops unterscheidet er sich nur dadurch, dass die Mittelstücke der Fäden stärker auseinander gebogen sind, infolgedessen eine ovale oder herzförmige Figur entsteht. Ein ähnlicher Verlauf der Doppelfäden ist übrigens ab und zu auch in jungen Keimbläschen von Cyclops — man vergl. nur Fig. 6 — zu finden, so dass damit die Übereinstimmung selbst in Nebendingen eine vollkommene werden kann. Die meisten einfachen Ringe von Heterocope sind allerdings geschlossen, aber auch diese lassen die Verschmelzungsstellen häufig durch die gleichen Merkmale (Verdickungen, scharfe Ecken), die bei den Achtertouren erwähnt wurden, erkennen.

Wie bei Cyclops und vielleicht noch deutlicher treten auch bei Heterocope schon in dieser frühen Zeit bei einem Teil der Doppelfäden Spuren einer späteren Querteilung durch Knick-

ungen, Unterbrechungen u. s. w. hervor, so dass man an geeigneten Ringen schon jetzt die sämtlichen Stücke der späteren Vierergruppe herausfinden kann, das ist z. B. der Fall bei $\alpha$ in Fig. 23b.

So klar wie hier lassen sich freilich die Ringe gewöhnlich nicht in ihre Bestandteile zerlegen, und in den meisten Fällen wird durch die Andeutung von Querteilungen die Analyse der Ringe eher erschwert, insofern man im Einzelfall nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob die betreffende Unterbrechungs- und Knickungsstelle dem Längs- oder Querspalt entspricht.

Eine weitere Entwickelungsphase zeigt das Keimbläschen der der Figur 24 a—c, das die 16 Chromatinportionen auf drei Schnitten enthält. Die Fäden haben sich verkürzt und verdickt und bilden jetzt, nachdem die Überkreuzungen sich ausgeglichen haben, fast durchweg einfache Ringe, die entweder ganz geschlossen erscheinen oder ein bis vier Unterbrechungen des Chromatins, resp. Knickungen, erkennen lassen.

An dieses Stadium schliesst sich das der Figur 25 a—c unmittelbar an. Die 16 Ringe haben sich noch weiter verdickt und verengt, der Zerfall in Unterabteilungen tritt schärfer hervor, an vielen kann man schon deutlich die Vierteiligkeit wahrnehmen. Die Chromatinportion $\gamma$ hat schon die Ringform aufgegeben, sie besteht, wie in dem entsprechenden Stadium von Cyclops, aus vier kurzen parallelen Stäbchen. Ähnlich gebaut sind wahrscheinlich $\alpha$ und $\beta$, welche die Stäbchengruppe von der Schmalseite zeigen. Der Nucleolus hat in Fig. 24 und 25 weiter an Volumen abgenommen. Beiläufig mag bemerkt werden, dass der ihm zunächst gelegene Ring gegen ihn eröffnet ist, ein Verhalten, das ich sehr häufig antraf.

In Fig. 26 ist der Nucleolus verschwunden. Die 16 Ringe sind unter weiterer Verdichtung des Chromatins schon sämtlich zu Vierergruppen differenziert. Die Einzelstücke derselben haben die Form von Kugeln oder sehr kurzen Stäbchen und

sind im letzten Falle meist konvergent (nicht parallel) zu einander gestellt, so dass die ursprüngliche Ringform oft noch ganz deutlich ist.

In Fig. 27 ist das Keimbläschen schon merklich kleiner geworden und hat an Färbbarkeit zugenommen. Seine Membran ist undeutlicher geworden. Die Chromosomen, von denen der Schnitt 15 Stück enthält, liegen noch peripher, wie in allen bisher beschriebenen Stadien. Die blass gezeichneten sind nur bei höchster oder tiefster Einstellung sichtbar, liegen also ebenfalls der Keimbläschenwandung an. Ihr Bau ist noch der gleiche, wie in dem vorhergegangenen Stadium, nur scheint die Verdichtung ihrer Substanz noch etwas weiter gediehen zu sein. Sie hat jetzt ihren Höhepunkt erreicht, und zeigen die Viererkugeln von nun ab keine Formveränderungen mehr.

Das Keimbläschen (Fig. 28) verkleinert sich noch weiter unter Zunahme seiner Färbbarkeit, es verliert seine Membran und nimmt eine unregelmässige Gestalt an, indem es Ausbuchtungen und Ausläufer in den umgebenden Dotter entsendet; vielleicht kommt auf diese Weise die Verringerung seines Umfanges zustande. Die Viererkugeln, von denen nur zehn durch den Schnitt getroffen sind, rücken von der Keimbläschenwand ab. Ihre Einstellung in den Äquator der ersten Richtungsspindel und die Entstehung der Spindel habe ich bei Heterocope nicht verfolgen können.

Fig. 29a und b zeigt schon die fertige Spindel in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten. Der Schnitt a enthält viele Chromosomen, in Wirklichkeit noch mehr als abgebildet sind, was die Orientierung etwas erschwert. Es scheinen nämlich in solchen Profilansichten die beiden Tochterplatten auf den ersten Anblick aus lauter selbständigen (d. h. nicht paarweise verbundenen) Chromatinkugeln zu bestehen. Anschnittsbilder, welche, wie Fig. b, nur wenige Chromosomen enthalten, gewähren eine bessere Übersicht und zeigen, dass die Kugeln wie vorher, zu

Vierergruppen verbunden sind. Die Einzelstücke jeder Gruppe stehen etwas lockerer, als in Fig. 24 und 28, sie sind nicht rein kugelförmig, sondern etwas gestreckt, in ihrer gegenseitigen Stellung kann man häufig noch die ursprüngliche Ringform der Gruppe erkennen. Ihre Einstellung in die Äquatorialebene ist die gleiche, wie bei Cyclops, d. h. es entfallen auf jede Tochterplatte immer je zwei in einer Horizontalen gelegene Einzelstücke einer Vierergruppe. Der Querschnitt der ersten Richtungsspindel von Fig. 30 endlich zeigt die Polansicht der 16 Vierergruppen, die hier infolge der Deckung der tiefer liegenden Tochterplatte in Gestalt von Kugelpaaren erscheinen.

Aus der vorstehenden Beschreibung ergiebt sich, dass im Keimbläschen von Heterocope dieselben Doppelfäden vorhanden sind, wie bei Cyclops, ferner dass diese durch Querteilung dieselben Vierergruppen liefern und endlich, dass die letzteren sich in gleicher Weise wie dort in den Äquator der ersten Richtungsspindel einstellen (d. h. in der Weise, dass immer je zwei Kugeln auf eine Tochterplatte kommen). Ein Unterschied besteht nur darin, dass die Doppelfäden von Heterocope mit ihren Enden mehr oder weniger verbunden sind und mit ihren Mittelstücken auseinander weichen, infolgedessen unregelmässige Ringfiguren oder, bei gleichzeitiger Überkreuzung der Mittelstücke, Achterfiguren entstehen. Bei der späteren Verkürzung gleichen sich dann wie bei Cyclops die unregelmässigen Verbiegungen und namentlich alle Überkreuzungen aus. Es entstehen Ringe von regelmässigerer Form, vergleichbar den verkürzten Doppelstäben von Cyclops. Während nun bei der letztgenannten Species der Doppelstab nur eine einfache Querteilung erfährt, tritt an jedem Ring von Heterocope ausser der als Querteilung aufzufassenden Spaltung gleichzeitig noch eine weitere Trennung auf, welche als eine Lösung der verbundenen Fadenenden anzusprechen ist. Das Endprodukt ist in beiden Fällen das gleiche, nämlich vier kurze Stäbe oder Kugeln.

Wenn sich auch ohne weiteres erkennen liess, dass die Einstellung der Vierergruppen von Heterocope ebenso erfolgt, wie bei Cyclops, so konnte doch nicht ermittelt werden, ob der ursprüngliche Haupt- oder Längsspalt hier ebenfalls in die Ebene des Äquators zu liegen kommt, oder vielleicht senkrecht zu dieser. In jüngeren Stadien (Fig. 23 bis 28) lässt sich zwar an einzelnen geeigneten Chromotinportionen der Längsspalt vom Querspalt unterscheiden; wie sich aber derselbe einstellt, konnte deshalb nicht ermittelt werden, weil die betreffende Entwickelungsphase, die zwischen Figg. 28 und 29 liegen muss, nicht zur Beobachtung kam.

### **Diaptomus gracilis** (Taf. XXV).

Im Keimbläschen älterer Ovidukteier von Diaptomus (Fig. 31) bilden die Chromatinfäden die gleichen Figuren, wie bei Heterocope. Die Zahl derselben beträgt ebenfalls 16. Der Anschluss an die verschlungenen Doppelfäden der entsprechenden Altersstufe von Cyclopseiern tritt in Fig. 31 noch deutlicher hervor, als in Fig. 23 von Heterocope, denn die ringähnlichen Figuren sind hier in der Minderzahl gegenüber den gestreckten Formen mit ein- und mehrmaliger Überkreuzung. Sind, wie in $\alpha$ von Fig. a oder $\gamma$ von Fig. b, die schmalen Enden der Figur gespalten oder auch nur verdickt, wie in $\beta$ von Fig. b, dann tritt die Identität mit den Doppelfäden von Cyclops auf das Klarste hervor. Es ist deshalb ebensowenig, wie bei Heterocope nötig, den Ursprung dieser Chromatinfiguren auf jüngere Stadien zurück zu verfolgen, nachdem dies für Cyclops oben geschehen. Die Übereinstimmung dieser Gebilde mit den von mir im Keimbläschen der Selachier gefundenen Doppelfäden ist in allen Einzelheiten der Form eine grosse, bis auf den Umstand, dass bei den genannten Wirbeltieren die Fadenenden meist frei sind. Auch bei den Amphibien setzt sich das Chromatingerüst des Keimbläschens aus ähnlichen Doppelfäden zusammen, wie

Born (3) und Fick (11) gezeigt haben, und beim Kaninchen verhält es sich im wesentlichen nicht anders, wie ich hier beifügen will, nur ist die Analyse des Fadenknäuels hier infolge der geringeren Grösse des Kernraumes erschwert.

Bei Diaptomus entstehen dann durch Verkürzung der Fadenteile und Wegfall der Überkreuzungen wie bei Heterocope 16 wohlgebildete Ringe von meist eliptischer Form (Fig. 32), und diese zerfallen dann ebenso, wie dort, unter zunehmender Substanzverdichtung in die bekannten Vierergruppen (Fig. 33).

Dann schwindet der schon vorher kleiner gewordene Nucleolus, und schrumpft das Keimbläschen unter gleichzeitiger Zunahme seiner Färbbarkeit (Fig. 34), wie bei den früher beschriebenen Objekten. Die Chromosomen verlassen die periphere Lage, die sie bisher eingenommen hatten und rücken in das Innere des noch mit einer Membran umgebenen Keimbläschens. Dasselbe ist in Fig. 34 eiförmig, wie bei Cyclops, wandelt sich aber nicht, wie dort, direkt in die Spindel um. Es tritt vielmehr bei Diaptomus die erste Richtungsspindel im Innern des geschrumpften Keimbläschens auf und zwar an den wenigen Eiern, die ich von diesem Stadium besitze, etwas excentrisch.

Schon in Fig. 34 sind dementsprechend die meisten Chromosomen gegen eine excentrisch gelegene Stelle des Keimbläschens (oben in der Figur) zusammengedrängt, woselbst ich auch die Spuren einer Spindelanlage zu sehen glaubte, aber nicht so scharf, dass ich sie hätte zeichnen mögen. In Fig. 35 ist die Spindel mit den in Einstellung begriffenen Chromosomen schon deutlich, sie ist breit und kurz, fast kugelförmig. In etwas jüngeren Stadien ist dies Verhalten noch auffallender, die Spindelachse ist zu jener Zeit kürzer als ihr äquatorialer Durchmesser.

In Fig. 36 hat sich die Spindel mit den schon fertig eingestellten Chromosomen gestreckt und verkleinert; sie ist noch immer von einem Reste des Keimbläschens umgeben, der aber jetzt keine Membran mehr erkennen lässt und wie in Fig. 28

von Heterocope sich in Fortsätzen gegen den Dotter auszieht. Die Keimbläschengrundsubstanz ist in Fig. 35—37 wie in den entsprechenden Stadien bei Selachiern granuliert, und zwar scheinen die Granula der Ausdruck für eine vorhandene Netzstruktur zu sein, die vorher nicht deutlich hervortrat; einzelne periphere Partien sind schon abgeblasst und verlieren sich in Fig. 36 allmählich gegen die Eisubstanz zu.

In Fig. 38 endlich hat sich der Keimbläschenrest ganz aufgelöst, die Spindel hat sich weiter verkleinert und gestreckt.

Ein Vergleich zwischen der Spindelentstehung von Cyclops und Diaptomus scheint auf den ersten Anblick einen wesentlichen Unterschied zu ergeben, der bei zwei so nahe verwandten Formen auffallen muss. Gerade mit Rücksicht auf den letzteren Umstand ist eine Vergleichung von Interesse, weil sich vielleicht die Ursachen der Verschiedenheit hier ermitteln lassen. Bei den drei bisher beschriebenen Copepoden erleidet das Keimbläschen unter zunehmender Färbbarkeit zuerst eine mässige Schrumpfung, sei es nun, dass dieselbe nur auf einer Ausscheidung von Flüssigkeit, oder einer Abspaltung von peripheren Substanzteilen, oder auf beiden Momenten zugleich beruht. Von da ab aber macht sich zwischen Cyclops und Diaptomus ein Unterschied in der Spindelbildung geltend. Wie sich Heterocope verhält, konnte ich nicht verfolgen, vermute aber, dass ihre Spindelbildung die Extreme der zwei anderen Formen vermittelt. Bei Cyclops nun wandelt sich das etwas geschrumpfte Keimbläschen, indem es sich streckt und regelmässige Formen annimmt, direkt als solches in die Spindelanlage um. Die letztere liegt daher von Anfang an frei in der Zellsubstanz. Sie verkleinert sich dann allerdings noch weiterhin, das thut aber die Spindel von Diaptomus auch und vielleicht in noch stärkerem Masse. Bei Diaptomus dagegen erscheint die Spindel im Innern des geschrumpften und noch von einer Membran umschlossenen Keimbläschens. Der umgebende, weitaus grössere

Teil des Kernes löst sich sodann in der Eisubstanz auf, so dass die Spindel nachträglich ebenfalls frei in die letztere zu liegen kommt. Die Ursache dieser Differenz ist offenbar nur in dem verschiedenen Grössenverhältnis zwischen dem Keimbläschen einerseits und der Spindelanlage, resp. den Chromosomen andererseits zu suchen: Bei Diaptomus liegen in einem relativ grossen Keimbläschen kleine Chromosomen (Fig. 33 u. 34), daher tritt eine kleine Äquatorialplatte und eine kleine Spindel auf, die zu ihrer Herstellung nur einen geringen Teil des Kernraumes beansprucht. Die grossen Chromosomen von Cyclops dagegen (vergl. Fig. 9 u. 12) haben eine ausgedehnte Äquatorialplatte und Spindelanlage zur Folge, die bei ihrer Entstehung fast das ganze Keimbläschen einnimmt.

Wieder etwas anders verhält sich das enorm grosse Keimbläschen des meroblastischen Selachiereies, wie ich (27) früher beschrieben habe. Dies schrumpft noch viel stärker, als das von Diaptomus, und innerhalb des übrigbleibenden, immer noch ansehnlichen „Keimbläschenrestes" liegt, ebenfalls excentrisch, der kleine Chromosomenknäuel, umgeben von einer Strahlenfigur, die nur von den Centrosomen ausgehen kann. Es befinden sich also hier wenigstens die Centrosomen im Innern der Kernsubstanz, gegen den Dotter durch eine radiär gestreifte, periphere Zone des Keimbläschen-Restes abgegrenzt[1]). Wenn

[1]) Die ursprüngliche Keimbläschenmembran ist zu dieser Zeit nicht mehr zu sehen, es scheint der Keimbläschenrest völlig frei im Dotter zu liegen, wie ich in meinem Aufsatz angab. Inzwischen ist es mir an neuem Material gelungen, in die Struktur der peripheren Keimbläschenzone näheren Einblick zu gewinnen. Es ergab sich dabei, dass die Streifung derselben bedingt ist durch ein feines Lamellensystem, das in zahlreiche, radiäre Falten gelegt ist. Dass dasselbe ein Überbleibsel der Kernmembran, und die ganze, ziemlich breite radiäre Zone somit ein Produkt dieser Hülle sei, wird hierdurch wahrscheinlich. Ob sich die Kernmembran bei dieser Umwandlung nur stark verdünnt und verlängert, oder ob sie sich spaltet, ist mir nicht klar geworden. Jedenfalls müsste eine Vergrösserung ihrer Oberfläche stattfinden, wenn sie das reich gefaltete Lamellensystem erzeugen soll. Der Vorgang der Faltung an sich würde durch die Schrumpfung des Keimbläschens sich verständlich machen lassen.

aber später die Spindelfigur deutlich wird, ist der Keimbläschenrest schon in der Keimscheibe aufgegangen. Es liegt also hier die Spindel von Anfang an frei in der Zellsubstanz, aber nicht infolge ihrer Grösse, wie bei Cyclops, sondern nur wegen ihrer relativ späten Entstehung.

Es ist klar, dass diese Unterschiede nur unwesentlicher Natur sind, da sie bei nahe verwandten Tierformen, z. B. bei Cyclops und Diaptomus, auftreten und von nebensächlichen Faktoren, wie der Grösse des Keimbläschens und der Raschheit seines Schwundes abhängen.

Woher stammen die Spindelfasern bei den untersuchten Copepoden? Beurteilen wir diese Frage ganz unbefangen, so werden wir aus dem intranukleären Auftreten der Spindel kaum einen anderen Schluss ziehen können als den, dass das gesamte Material der Spindelfasern aus Kernbestandteilen sich aufbaut. Ob dabei die Kernmembran mit in Betracht kommt, müssen nähere Untersuchungen an eigens zu diesem Zwecke behandeltem Material entscheiden[1]). Wollte man einer vorgefassten Meinung zu liebe die Fasern ganz oder zum Teil aus dem Zellprotoplasma ableiten, so müsste man die Annahme machen, dass sie in den Kern von aussen eindringen und zwar zu einer Zeit, in welcher dieser noch von einer Hülle umgeben ist. Ein solcher Vorgang ist recht unwahrscheinlich und keine Beobachtung spricht für denselben, denn ausserhalb des Kerns ist nichts wahrnehmbar, was sich mit einer Spindelbildung in Zusammenhang bringen liesse; es treten vielmehr die Spindelfasern von Anfang an innerhalb des Kernes auf und zwar mit allmählich zunehmender Deutlichkeit.

Auch in den Kernen von Torpedokeimscheiben habe ich

[1]) Bei Beurteilung der Herkunft der Richtungs-Spindelfasern von Selachiern muss jedenfalls auf die gestreifte Zone des Keimbläschenrestes, die, wie ich vermute, ein Umwandlungsprodukt der Membran ist, Rücksicht genommen werden.

zu Beginn der Furchung die Spindelfasern innerhalb des von einer feinen Membran umgebenen Kernraums gesehen. In seinem Lehrbuch „Die Zelle und die Gewebe“ (pag. 163) erinnert O. Hertwig daran, dass von Fol und ihm eine Spindelbildung im Innern des Keimbläschens beobachtet wurde, während noch die Kernmembran vorhanden war. Und neuerdings lässt Brauer (9) bei Ascaris univalens die Spindel ebenfalls aus Kernbestandteilen entstehen. Da für andere Objekte hinwiederum (z. B. Spermatocyten von Salamandra nach Hermann) eine Abstammung der Spindelfasern aus dem Zellenleib in überzeugender Weise demonstriert wurde, so wird man sich mit dem Gedanken vertraut machen müssen, dass die Spindel bei verschiedenen Objekten eine ungleiche Abkunft haben kann, und dass es gleichgiltig ist, ob ihre Fasern aus Zell- oder Kernbestandteilen hervorgehen.

Die Centrosomen habe ich bei Diaptomus nicht gesehen, sie müssen aber im Stadium der Fig. 35, also zu einer Zeit, in der noch eine, wenn auch dünne Keimbläschenmembran vorhanden ist, tief im Innern des Kernes liegen. Bei Cyclops habe ich sie innerhalb des Kerns direkt nachweisen können, wenn auch in sehr peripherer Stellung. Auch bei Selachiern müssen sie, wie aus dem Vorhandensein der Strahlung hervorgeht, im Innern des Keimbläschenrestes enthalten sein. Diese Beobachtungen stimmen mit den Angaben überein, die kürzlich Brauer (9) für Ascaris meg. univalens gemacht hat und können als eine weitere Stütze für die von O. Hertwig (21) und dem genannten Forscher vertretene Ansicht von der Kernnatur des Centrosoms angesehen werden. Indessen scheint mir eine Verallgemeinerung dieser bei den Reifungsteilungen einiger Geschlechtszellen gemachten Befunde noch nicht gestattet, da von verschiedenen Forschern (Flemming, Solger u. A.) die Centrosomen bei Gewebszellen ausserhalb des ruhenden Kernes gefunden wurden.

Einen Unterschied gegenüber dem Verhalten bei Ascaris univalens zeigen die beiden Copepoden nur insofern, als hier die Centrosomen noch innerhalb der Kernsubstanz gelegen sind, zu einer Zeit, in welcher die Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialplatte der Spindel schon so gut wie vollendet ist.

Da die Lage und Ausdehnung der Spindel von der Stellung abhängt, welche die Centrosomen nach ihrer Teilung einnehmen, so gilt für die letztere selbstverständlich das Gleiche, was ich für die erstere oben ausgeführt habe: Tritt, wie bei Diaptomus im Innern eines grossen Kernes eine kleine Äquatorialplatte auf, dann werden beide Centrosomen oder eines derselben in der Tiefe des Kernes liegen, bis die umgebende Kernsubstanz zu Grunde gegangen ist. Soll dagegen, wie bei Cyclops, eine umfangreiche Äquatorialplatte und Spindel gebildet werden, dann müssen die Centrosomen schon, wenn sie gegen die zukünftigen Spindelpole wandern, an die Oberfläche des Kernes gelangen. Wäre hier die Spindelanlage im Verhältnis zur Grösse des Kernes nur ein wenig länger, dann würden die Centrosomen durch die Kernhülle austreten müssen, wie es z. B. bei Ascaris meg. univalens geschieht.

Vielleicht vermag die vorgetragene Auffassung auch die Differenzen einigermassen verständlich zu machen, welche hinsichtlich der Spindelentstehung zwischen den Spermatocyten von Ascaris univalens und bivalens nach Brauers (9) Beobachtungen existieren. Jedenfalls muss die Thatsache auffallen, dass bei Ascaris univalens (man vergleiche Fig. 111 bis 137 l. c.) ein relativ geräumiger Kern nur sehr wenig Chromatin enthält, und dass dementsprechend eine ziemlich kleine Spindel gebildet wird, zu deren Herstellung der Kern genügend Raum bietet. Wenn die Centrosomen hier gegen die zukünftigen Spindelpole zu auseinander rücken, können sie also längere Zeit hindurch ungestört innerhalb des Kernes bleiben und brauchen namentlich, wenn sie ihn schliesslich doch noch verlassen, sich von ihm

nicht weit zu entfernen. Die Abbildungen Brauers zeigen nun auch in der That, dass die Centrosomen nach ihrem Austritt dem Umfang des Kernes in den meisten Fällen innig anliegen. Die ganze Spindel ist hier infolgedessen ein Kernprodukt. Anders liegen die Dinge bei Ascaris bivalens. Der Kern ist hier absolut nur wenig grösser, als bei univalens, die Masse des Chromatins aber erheblich, so dass man den Kernraum als einen relativ kleinen bezeichnen muss (man vergl. Fig. 180—194 l. c.) im Verhältnis zu univalens. Die Spindel übertrifft nun an Umfang diejenige von univalens zwar nicht in dem Grade, wie man nach der Masse des Chromatins und dem Durchmesser der Äquatorialplatte erwarten könnte, aber sie ist doch, namentlich, wenn man nicht allein ihre Länge, sondern ihre Gesamtgrösse betrachtet, im Verhältnis zur Grösse des Kernraumes umfangreicher, als diejenige von univalens. Der Kern reicht daher nicht aus zur Herstellung der Spindel und deshalb müssen die Centrosomen in beträchtliche Entfernung von der Kernmembran abrücken, wenn sie die Spindel bilden. Ein guter Teil der Spindelanlage entsteht infolgedessen hier extranukleär. Dass das Centrosoma den Kern hier schon verlässt, bevor es sich geteilt hat, also früher, als es durch die mechanischen Verhältnisse direkt geboten erscheint, ändert an der vorgetragenen Deutung nichts. Man könnte indessen dieses Verhalten sich verständlich machen, wenn man sich denkt, dass ursprünglich die Centrosomen erst nach ihrer Teilung, während ihrer Wanderung gegen die Spindelpole, den Kern verlassen haben, wie das noch jetzt bei univalens die Regel zu sein scheint. Der Austritt aus dem Kern musste dann wegen der Raumbeengung jedenfalls frühzeitiger erfolgen, als bei univalens, und kann ja infolge irgend welcher anderer Umstände phylogenetisch in eine noch jüngere Entwickelungsphase zurückverlegt worden sein. Übrigens scheint es mir zweckmässig, bei einem Versuch die beiderlei Spindelbildungen zu deuten, vorläufig auf den Zeit-

punkt des Centrosomenaustrittes überhaupt nicht zu viel Gewicht zu legen, da derselbe bei ein und derselben Varietät von Ascaris (univalens), wie Brauer gezeigt hat, individuell erheblich schwanken kann. Schliesslich möchte ich noch ausdrücklich darauf hinweisen, dass ich das von mir versuchte, gewiss sehr einfache Erklärungsprinzip nur angewandt habe, um thatsächlich vorhandene Differenzen der Spindelbildung zwischen nahe verwandten Arten verständlich zu machen, bei denen man eigentlich gar keine Unterschiede, sondern völlige Übereinstimmung erwarten sollte. Eine Verallgemeinerung wäre vorläufig deshalb nicht am Platze, weil bei einem so komplizierten Mechanismus, wie dem der Kern- und Zellteilung, die verschiedensten, zur Zeit noch nicht zu übersehenden Faktoren, ursächlich wirken können.

Indem ich zur Beschreibung von Diaptomus zurückkehre, möchte ich zum Schlusse noch die Aufmerksamkeit auf den Bau der Vierergruppen und ihre Einstellung in den Äquator der Spindel lenken. Die 16 ovalen Ringe der Fig. 32 differenzieren sich in Fig. 33 zu 16 Gruppen von je vier Stäbchen, in deren Richtung und gegenseitiger Stellung man meist noch deutlich die ehemalige Längsrichtung des Ringes erkennen kann; die letztere aber entspricht, wie ein Vergleich mit Cyclops namentlich unter Berücksichtigung der beiderseitigen jungen Stadien lehrt, offenbar der Längsrichtung der Doppelfäden resp. -Stäbe von Cyclops. Es muss somit auch der Längsspalt in der Vierergruppe von Diaptomus dem ursprünglichen Längs- oder Hauptspalt von Cyclops gleichgestellt werden. Damit stimmt, dass dieser Spalt von Anfang an weiter und deutlicher ist, als der dazu senkrechte Querspalt. Man könnte in Anbetracht dieser Verhältnisse die frisch entstandenen Vierergruppen von Diaptomus allenfalls ebenso wie die von Cyclops als Doppelstäbe ansprechen, die eine Querspaltung erfahren haben.

Diesen Bau zeigen die meisten Vierergruppen noch im ge-

schrumpften Keimbläschen der Fig. 34 ganz deutlich. Von Wichtigkeit aber ist, dass derselbe auch im Stadium der Fig. 35 bei einem Teil der Chromosomen kenntlich ist. In diesem Stadium ist die Einstellung der Vierergruppen in den Äquator der Spindel schon so weit vorgeschritten, dass man beurteilen kann, ob der Längs- oder der Querspalt in die Ebene des Äquators zu liegen kommt. Die Untersuchung ergiebt, dass hier ebenso, wie bei Cyclops, der Haupt- oder Längsspalt sich in die Äquatorialebene einstellt, der Querspalt senkrecht zu ihr. Es ist ein günstiger Zufall, dass in dieser Phase der Äquatorialplattenbildung von Fig. 35 die Einzelstücke vieler Vierergruppen noch Stäbchenform besitzen, weil man dadurch beurteilen kann, in welcher Richtung der ursprüngliche Hauptspalt verläuft. Schon in der nur wenig älteren Entwickelungsphase der Figg. 36 und 38 sind sämtliche Viererstäbchen zu „Viererkugeln" verkürzt. Hier könnte man nach dem Bau der Vierergruppen nicht mehr entscheiden, welche Kugelpaare einem quergespaltenen Stäbchen entsprechen und welche Stellung der Hauptspalt einnimmt. Allerdings ist hier der in die Ebene des Äquators eingestellte Spalt entschieden der weitere, aber dies würde nicht ausschlaggebend sein, weil schon ein Auseinanderrücken der Tochterplatten in Frage kommen könnte.

Fig. 37 zeigt die noch innerhalb des Keimbläschenrestes gelegene Spindel in der Polansicht. Die Viererkugeln sind wie in Fig. 36 schon vollständig eingestellt, sie liegen sämtlich genau in der Ebene des Äquators und erscheinen infolge der Deckung der tieferen Hälfte wie immer als Doppelkugeln. Ihre Zahl beträgt 16.

Schliesslich mag noch auf die Polansicht einer Tochterplatte des zweiten Furchungskernes von Diaptomus gracilis hingewiesen werden (Fig. 39). Die Kernfigur enthält die oben (pag. 311) postulierten 32 Chromosomen. Ich habe mehrere

Zählungen ausgeführt, auch am ersten Furchungskern, immer mit einem Resultat, das zwischen 30 und 32 schwankte. Bei der Kleinheit der Chromosomen ist ein noch genaueres Ergebnis kaum möglich. Von Interesse ist, dass die Chromosomen bereits in der Tochterplatte der Furchungsspindel deutlich längsgespalten sind. Es ist sonach das Vorkommen einer verfrühten Teilung derselben nicht einmal auf die Kerne der Geschlechtszellen, geschweige denn auf die Reifungsperiode[1]), wie man vielfach glaubt, beschränkt.

Meine Befunde über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung von Diaptomus lassen sich in folgendem zusammenfassen: Während der Wachstumsperiode des Keimbläschens existieren Doppelfäden, welche denen von Cyclops entsprechen, sich aber von ihnen dadurch unterscheiden, dass ihre Enden meist verklebt sind. So entstehen ringartige Figuren, wie bei Heterocope. Indem die Doppelfäden sich wieder lösen und dazu der Quere nach teilen, bilden sich die Viererstäbchen. Diese letzteren liessen bei Diaptomus eine genauere Vergleichung mit den entsprechenden Gebilden von Cyclops zu. So gelang es namentlich festzustellen, dass auch hier die dem Längsspalt bei Cyclops entsprechende Trennungslinie sich in die Äquatorialebene der ersten Richtungsspindel einstellt, der Querspalt aber senkrecht zu dieser Ebene. Es ist also auch bei Diaptomus die erste Richtungsteilung eine Äquationsteilung.

Unter den marinen Copepoden habe ich nur bei Calanus gracilis Reifestadien gefunden. Ich konnte die erste Richtungsteilung bei verschiedener Schnittrichtung studieren und fand die gleichen Vierergruppen in der nämlichen Stellung innerhalb der Äquatorialplatte, wie bei den beschriebenen Süsswasserformen.

[1]) Dass sich auch in den Ureiern von Selachiern verfrühte Spaltung findet, habe ich an anderer Stelle (27) mitgeteilt.

## C. Stellungnahme zu den Befunden und Ansichten anderer Autoren.

In diesem Abschnitt sind an erster Stelle die bisherigen Arbeiten über die Eireifung der Geschlechtszellen bei Copepoden zu berücksichtigen. Was die Untersuchungen Haeckers über die Ovogenese von Cyclops strenuus anlangt, so stimmen mit diesen meine eigenen Resultate zunächst in dem einen Punkt überein, dass bei eiersacklosen Tieren vor der Reifung Doppelstäbe existieren. Über das weitere Schicksal dieser Gebilde aber gehen unsere beiderseitigen Befunde auseinander. Nach Haecker gelangen von den acht Doppelstäben, die er bei seinem Cyclops str. gefunden, während der ersten Richtungsteilung vier Stücke in den Richtungskörper, vier verbleiben im Ei. Diese Ansicht beruht auf einem Irrtum. Das Stadium, auf welches sich dieselbe stützt, ist in dem Holzschnitt *B* seiner ersten Mitteilung (14), in Fig. 22 seiner dritten (16) und Fig. 10 und 11 seiner letzten Arbeit (17) wiedergegeben. Es findet sich hier an den gegenüberliegenden Polen eines länglichen Kerns je eine Gruppe von vier Doppelstäben, die von Haecker als Tochterfigur der ersten Richtungsteilung gedeutet wird. Die eine Gruppe würde dem ersten Richtungskörper zufallen, die andere dem Eikern. Eine entsprechende Durchschnürung des Kernes direkt zu beobachten, war Haecker, wie er angiebt, nicht in der Lage. Das glaube ich auch gerne, denn es ist das betreffende Stadium, wie den Abbildungen mit aller Sicherheit zu entnehmen ist, gar keine Tochterphase der ersten Richtungsteilung. Es ist überhaupt keine Teilungsfigur, sondern ein Entwickelungszustand des Keimbläschens, welcher der Bildung der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel vorangeht und ungefähr dem Stadium meiner Figg. 9—12 entspricht. In solchen Keimbläschen kommt wohl eine vorübergehende Gruppenbildung von Chromosomen vor, wie ich oben geschildert habe, und

vermute ich, dass dieser Umstand es war, welcher Haecker irre geführt hat. Mit den späteren Tochterplatten haben diese Gruppen selbstverständlich nicht das Geringste gemein, denn die Doppelstäbe stellen sich ja erst später sämtlich neben einander in die Äquatorialebene ein. Dies geschieht, wie ich gezeigt habe, in der Weise, dass jeder Tochterplatte ein Einzelstab zufällt. Es werden also durch die erste Richtungsteilung nicht ganze Stäbchenpaare von einander geschieden wie Haecker will, sondern immer je zwei Einzelstäbe eines Paares. Es braucht nicht näher ausgeführt zu werden, dass mit diesem einen Stadium der ganze weitere Reifungs- und Reduktionsvorgang, den Haecker für eiersacklose Weibchen von Cyclops beschreibt, in sich zusammenfällt. Damit wird auch den theoretischen Schlussfolgerungen, die Haecker im Sinne der Weismann'schen Reduktionsteilung aus seinen Befunden zieht, die Unterlage genommen, denn aus der Thatsache, dass der Chromatinknäuel im Keimbläschen nur eine einmalige Längsteilung erfährt, aus dieser Thatsache allein lässt sich doch die Reduktion nicht beurteilen. Hieran ändert auch der Umstand nichts, dass jene Spekulationen an sich vielleicht in wesentlichen Punkten berechtigt sind, wie gerade durch meine eigenen Befunde wahrscheinlich gemacht wird.

Ich habe daher auch vorläufig keine Veranlassung, in eine Kritik der übrigen Reifungsbilder, die Haecker giebt, z. B. Fig. *C* und *D* (14), Fig. 23 a und b (16), Fig. 12 und 17 (17) einzutreten und unterdrücke daher die naheliegende Vermutung, dass diese Figuren keine zweiten Richtungsspindeln resp. Vorbereitungen zu solchen sind, wie Haecker will, sondern erste Richtungsspindeln in Pol- und Seitenansicht. Nur über die Zahlenverhältnisse der Chromosomen noch ein Wort. Die acht Doppelstäbe des Keimbläschens, welche Haecker in die Tochterkerne der ersten Richtungsteilung eintreten lässt, sind nicht zweiwertig, sondern vierwertig und vierteilig, wenn auch Haecker die Querteilung derselben übersehen hat. Es sind

die bekannten Vierergruppen, die, wie es jetzt den Anschein hat, überall bei der Reifung auftreten. Da aber diese Gruppen bei Copepoden ebenso, wie bei allen anderen Tieren in der reduzierten Zahl erscheinen, so kann der von Haecker untersuchte Cyclops str. auch nicht acht Chromosomen in seinen Furchungskugeln führen, wie der genannte Forscher angiebt, sondern muss deren mindestens 16 besitzen. Ausserdem besteht noch eine weitere Differenz in unseren Zahlenbefunden, auf die ich aber kein besonderes Gewicht lege, weil sie für das Resultat des Ganzen nicht in Betracht kommt. Nach Haecker treten bei Cyclops str. acht Doppelfäden in die erste Richtungsspindel ein, während ich mit Bestimmtheit angeben kann, dass bei meinem Objekt es deren elf, bei einem Teil der Tiere vielleicht auch zwölf sind. Da Haecker wiederholt die klaren Zahlenverhältnisse hervorhebt, so kann ich nicht gut annehmen, dass er durch Anschnittsbilder der Kerne getäuscht worden sei, und möchte daher eher daran denken, dass jedem von uns eine andere Species von Cyclops vorgelegen haben kann. Diese Eventualität ändert selbstverständlich an der von mir geübten Kritik nicht das Geringste, denn letztere stützt sich auf die völlig übereinstimmenden Bilder der von uns beiden untersuchten Cyclopsarten. Es wird wohl Niemandem in den Sinn kommen, zu glauben, dass bei der einen Cyclopsart die Doppelstäbe, bei der anderen die Einzelstäbe in die Tochterplatten der ersten Richtungsspindel eingehen.

In seiner neuesten Arbeit (17) giebt nun Haecker an, dass bei „mehrgebärenden", d. h. mit Eiersäcken versehenen Weibchen von Cyclops str. ein anderer Eireifungsmodus bestehen soll, der mit der Bildung von Vierergruppen einhergeht. Ich selbst habe, wie oben bemerkt, in den Oviducten solcher Weibchen nur Eier gefunden, die von der Reifeperiode noch ziemlich weit entfernt waren. Ich kann daher diese Befunde Haeckers nicht direkt mit den meinigen vergleichen, wie das bei den eier-

sacklosen Weibchen möglich war. Aber auch Haeckers Beschreibung und Abbildungen (Fig. 14—16 l. c.) beziehen sich nicht auf die Reifeperiode selbst, sondern auf jüngere Stadien, in denen noch ein knäuelartig gewundener „Nebennucleolus" vorliegt. Ob er über diese Stadien hinaus die Entwickelung verfolgt hat, oder ob er über den eigentlichen Reifungsvorgang nur Vermutungen wiedergiebt, ist mir aus seiner Darstellung nicht klar geworden. Immerhin glaube ich, mir ein richtiges Bild davon machen zu können, wie er sich die Entstehung der Viererstäbe hier vorstellt, namentlich wenn ich das auf pag. 482 seiner Arbeit gegebene Schema A mit berücksichtige. Hiernach tritt an bestimmten Stellen der Doppelfadenschlinge des Keimbläschens eine Konzentration des Chromatins und winkelige Knickung des Doppelfadens auf. An jeder dieser Stellen entsteht so zunächst die Figur eines doppelten V, also ein W, und aus dieser unter Durchbruch des Fadens an den beiden Winkelscheiteln ein Bündel von vier Stäbchen, eine Vierergruppe. Diese Viererstäbchen würden mit den von mir bei „Erstgebärenden" gefundenen allerdings darin übereinstimmen, dass sie durch einen Längs- und einen Querteilungsakt entstehen, in allen Einzelheiten ihrer Genese würden sie sich aber von ihnen unterscheiden. So namentlich in folgendem Punkt. Bei Haecker geht, wie seine Figuren lehren, die Querteilung in der Weise vor sich, dass der Winkel zwischen je zwei Querstücken immer spitzer wird, so dass schliesslich die Querstücke in parallele Stellung neben einander geraten. Dadurch entstehen Viererstäbchen, deren Einzelstücke gerade so zu einander liegen, (vergl. Fig. 16 l. c.), wie bei Ascaris. Die von mir gefundenen Viererstäbchen der eiersacklosen Weibchen hingegen besitzen eine andere Anordnung, es liegen hier je zwei Stäbchen hinter einander. Oder mit anderen Worten, die ersteren bilden ein Bündel von 4 Stäben, die letzteren zwei Bündel von je zwei Stäben. Es wäre nun sehr wichtig, wenn wirklich jene Form

der Vierergruppen bei Cyclops auftreten würde, weil damit ein Anschluss an Ascaris gegeben wäre. Ich kann, da ich bei eiersacktragenden Weibchen diese Stadien nicht gesehen habe, nicht direkt in Abrede stellen, dass jene Bildungen existieren, aber es kommt mir doch sehr unwahrscheinlich vor, dass bei derselben Species, oder meinetwegen derselben Gattung eine solche Verschiedenheit im Bau der Vierergruppen existieren soll, während doch bei Vertretern zweier verschiedener Copepodenfamilien (Cyclops und Diaptomus) trotz der Differenzen in den Vorstadien ganz die gleichen Viererstäbchen zum Vorschein kommen. Aus diesem Grunde kann ich mich vorläufig nicht entschliessen, an die von Haecker für „mehrgebärende" Cyclopsweibchen beschriebene Bildung der Vierergruppen zu glauben, so lange dieser Reifungsmodus nicht in seinen weiteren Phasen klargelegt ist.

Auch Ishikawas (22) Angaben über Diaptomus sind in wesentlichen Punkten irrtümlicher Natur; die acht „hantelförmigen" Figuren des Keimbläschens seiner Fig. 25, welche in der ersten Richtungsspindel durchschnürt, in der zweiten zu je vieren auf die Enkelzellen verteilt werden sollen, sind, wie ein Vergleich mit meinem Diaptomus gracilis ergiebt, Vierergruppen. Sie erscheinen in den Abbildungen der ersten Richtungsspindel (Fig. 26—29 l. c.) als Doppelkugeln, aus dem einfachen Grunde, weil in der Polansicht und häufig auch in der Seitenansicht der fertigen Äquatorialplatte das eine Kugelpaar durch das andere verdeckt ist. Schräge Ansichten der Spindel oder auch nur eine Kombination von Pol- und Profilansichten hätten den Irrtum leicht vermeiden lassen. Diese Vierergruppen sind bei Diaptomus, wie überhaupt bei allen Tieren, bei welchen sie bis jetzt gefunden wurden, in der reduzierten Zahl vorhanden. Da sie in der Achtzahl auftreten, wie die Abbildungen deutlich belegen, so müssen acht Einzelchromosomen, nicht vier, wie Ishikawa angiebt, in den reifen Geschlechtskern gelangen. Es muss also der von Ishikawa untersuchte Diaptomus im ersten Furchungs-

kern 16 Chromosomen besitzen und nicht acht. In der That zeigen auch die Abbildungen der in Kopulation begriffenen Vorkerne (namentlich Fig. 46 und 47 l. c.) die von mir postulierte Chromosomenzahl ganz deutlich. Wie aus dem Text hervorgeht, hat übrigens Ishikawa in den Vorkernen die Zahl von acht Chromosomen selbst konstatiert, ohne sich aber dadurch in seiner Auffassung beirren zu lassen.

Die angeführten Thatsachen dürften zur Genüge zeigen, dass die Eireifung bei Diaptomus und bei eiersacklosen Weibchen von Cyclops in wesentlich anderer Weise verläuft, als sie von Ishikawa und Haecker dargestellt wurde. Damit wird zunächst jene auf pag. 278 von mir kurz dargelegte Auffassung der Reduktion hinfällig, nach welcher getrennte, unter sich unabhängige Chromosomen durch die Richtungsteilungen von einander geschieden werden. Dieser Vorgang der Reduktion, wie ihn sich Weismann dachte, hat ja den Vorzug grosser Einfachheit, er ist aber mit unseren heutigen Vorstellungen von dem Mechanismus der Kernteilung schlechterdings nicht vereinbar, denn wie sollten völlig getrennte Chromosomen durch den Zug der Spindelfasern in der Weise in den Äquator eingestellt werden, dass sie sich auf zwei Tochterplatten verteilen? Es treten denn auch — das lässt sich jetzt aussprechen — bei allen zur Zeit genauer untersuchten Tieren, die durch die beiden Teilungen zu trennenden Chromatinstücke, seien es nun Fäden, Stäbchen oder Kugeln, schon vor der ersten Reifungsspindel in engeren Verbänden auf, die vierwertig sind und deren Zahl bereits reduziert ist. Den letzteren Punkt, die vor den Reifungsteilungen schon erkennbare Zahlenreduktion hatte Boveri mit dem ihm eigenen Scharfblick schon von Anfang an erkannt, nur legte er auf der anderen Seite hinwiederum auf die Vierwertigkeit dieser Chromatinportionen zu wenig Gewicht. Ihm musste dieser Umstand nebensächlich erscheinen, weil er neben

vierteiligen auch zweiteilige und selbst ungeteilte Stücke gefunden hatte, und weil die schon im Keimbläschen vorhandene Spaltung damals unbekannt war.

Ich gebrauche absichtlich den Ausdruck vierwertig, und nicht das Wort vierteilig, weil es nach dem bis jetzt vorliegenden Beobachtungsmaterial den Anschein hat, als ob nicht immer alle vier Teilstücke der Gruppe als solche wahrnehmbar seien. Jedenfalls geht aus meinen Untersuchungen bei Copepoden so viel hervor, dass innerhalb der Vierergruppe selbst wieder engere Verbände von je zwei Einzelstücken existieren können. Bei Cyclops ist die Vierteiligkeit der Gruppe einerseits unverkennbar, andererseits aber ist doch deutlich zu sehen, dass die durch Längsspaltung entstandenen „Haupt- oder Längsstücke" weniger innig verbunden sind, als je zwei Querstücke, so dass man hier in Verlegenheit kommen könnte, ob man die ganze Bildung als „Viererstäbchen" oder als „quergespaltene Doppelstäbe" bezeichnen soll. Ähnliches habe ich bei Diaptomus gefunden. Dies Verhalten scheint mir von Bedeutung, weil es den Übergang vermittelt zu jenen Fällen der Reifung, in denen die Vierergruppen nur zweiteilig erscheinen, wie z. B. bei Pyrrhocoris nach Henkings Darstellung. Diese abweichenden Formen der Reifung müssen eben in Zusammenhang mit allen anderen gedeutet werden, namentlich solchen, bei welchen die Verhältnisse klarer liegen. Übrigens ist es sehr gut möglich, dass bei derartigen Differenzen auch die Konservierung der Objekte eine Rolle spielt.

Ob die vierwertigen Chromatinportionen auch als gänzlich einheitliche Stücke erscheinen können, wie bei Sagitta nach Boveris Darstellung, müssen weitere Untersuchungen lehren. Die Abbildung Boveris (Zellenstudien III, Fig. 15) spricht allerdings sehr für ein solches Verhalten; man könnte angesichts derselben höchstens noch an die Möglichkeit denken, dass die kräftigen, quergestreiften Fäden dieses Keimbläschens aus je zwei

dicht verschlungenen, vielleicht spiralig gewundenen Spalthälften bestehen, womit ein Anschluss an andere Tiere gegeben wäre.

So lässt sich jetzt wenigstens für einen begrenzten Abschnitt der Reifungsperiode eine Übereinstimmung der thatsächlichen Befunde erzielen. An diesem Stück festen Bodens sollte man meines Erachtens fest halten, um von da weiter bauen zu können. Man wird dann gut thun, jene Formulierung des Reduktionsvorganges fallen zu lassen, welche Weismann, hauptsächlich veranlasst durch O. Hertwigs Untersuchungen über Ascaris, in seiner Amphimixis (29) gegeben hat und die er auch in seinem neuesten Werk „das Keimplasma" (30) vertritt. Diese lautet bekanntlich dem Sinne nach folgendermassen: die für die Species typische Zahl von Chromosomen wird zuerst verdoppelt und dann durch zwei aufeinander folgende Teilungen auf die Hälfte herabgesetzt. Die Reduktion wird also durch zwei Teilungen bewirkt. Dieser Auffassung werden kaum alle Forscher beistimmen, wie denn auch Boveri in seinem Referat gegen dieselbe Stellung genommen hat. Ich meinerseits möchte dieselbe nicht geradezu als falsch bezeichnen, aber doch mindestens als unzureichend, weil sie auf die Bildung der Vierergruppen keine Rücksicht nimmt, sondern den Anschein erweckt, als ob die sämtlichen, für alle vier Enkelzellen zusammen bestimmten Chromatinstückchen von einander unabhängig wären und in beliebiger Gruppierung in die erste Reifungsspindel eintreten könnten.

Dieser Punkt ist es gerade, auf welchen Weismann in seiner Amphimixis besonderes Gewicht legt, und zwar in folgendem Zusammenhang. Er versucht in der genannten Schrift eine Deutung zu geben für die der Reifung vorausgehende Verdoppelung der Chromosomenzahl durch Längsspaltung, eine Erscheinung, die allerdings der Erklärung bedarf, wenn man den Zweck der Reifungsvorgänge in der Herabsetzung der Chromosomenzahl sieht. Haben die Reifungsteilungen die physiologische Bedeutung, aus den Geschlechtskernen die Hälfte der Chromo-

somen zu entfernen, so sieht man nicht ein, warum die Zahl der letzteren vor der Teilung erst noch verdoppelt wird. Dieser Vorgang scheint den ganzen Prozess in unnötiger Weise zu komplizieren, da er statt einer einzigen Teilung, die sonst für die Reduktion nötig wäre, deren zwei erforderlich macht. Weismann führt nun in seiner Amphimixis in scharfsinniger Weise den Gedanken aus, dass die Verdoppelung den Zweck habe, die Zahl der a priori möglichen Chromosomenkombinationen, welche in die reife Geschlechtszelle eingehen, zu erhöhen und dadurch bei der Befruchtung „eine fast unendliche Zahl von verschiedenen Keimplasmamischungen zu ermöglichen." Der Nutzen eines solchen Vorganges für die Erhaltung der Art würde ohne weiteres einleuchten. Ich habe schon in einer früheren Mitteilung (27) darauf hingewiesen, dass diese Deutung auf der Voraussetzung beruht, es seien die durch Spaltung entstandenen Tochterfäden eines Chromosoma von einander unabhängig und getrennt und könnten sich daher in beliebiger Weise mit denen der übrigen Chromosomen mengen. Dass die Thatsachen aber gegen eine solche Selbständigkeit der Spalthälften sprächen, habe ich damals schon hervorgehoben. Alle inzwischen bekannt gewordenen weiteren Beobachtungen über den Reifungsvorgang können diesen Einwand nur stützen, und lässt sich heute, wie oben dargethan wurde, der Satz aufstellen: dass in sämtlichen bis jetzt näher untersuchten Fällen von Reifung die für die Enkelzellen bestimmten Spaltstücke des Chromatins von vornherein in feste Gruppen gebannt sind, bis zu dem Moment, in welchem sie den Tochter- und Enkelzellen zugeführt werden. Damit aber wird der angeführten Weismann'schen Spekulation die thatsächliche Unterlage entzogen.

Begeben wir uns wieder auf den Boden der Thatsachen zurück, so sind ausser den schon besprochenen Untersuchungen über Copepoden noch die Bearbeitungen einiger anderer Tierformen zum Vergleich heranzuziehen. Ich thue dies mit dem

Bemerken, dass ich hier eine so eingehende Vergleichung mit meinen eigenen Befunden nicht durchführen kann, weil ich die betreffenden Objekte nicht aus eigener Anschauung kenne.

Es kommt hier vor allem die Arbeit vom Raths (25) über Gryllotalpa in Betracht, zu der ich eine wesentlich andere Stellung einnehmen muss, als zu den Publikationen der übrigen Schüler Weismanns. Ich bin hier nicht in der Lage, dem thatsächlichen Befund widersprechen zu müssen, schon deshalb nicht, weil es sich hier um ein anderes Objekt handelt, als um das meine. Im Gegenteil, da meine eigenen Beobachtungen an den ringbildenden Copepoden Diaptomus und Heterocope in wesentlichen Punkten mit der Auffassung übereinstimmen, die vom Rath (25) bei der Spermatogenese der Maulwurfsgrille gewonnen, so zweifle ich nicht, dass die thatsächlichen Verhältnisse in der Hauptsache dort so liegen werden, wie er sie auffasst. Den Beweis für die Richtigkeit seiner Ansicht ist uns vom Rath freilich, wie ich oben eingehend dargelegt habe, schuldig geblieben.

Während ich mit dem Niederschreiben dieser Arbeit beschäftigt bin, erhalte ich die neuerschienene Abhandlung vom Raths über die Spermatogenese von Salamandra maculosa (26). Aus den wertvollen Resultaten dieser Arbeit hebe ich hier nur einige für die Reduktionsfrage wichtige Punkte hervor. Bei Salamandra tritt ausser den drei Generationen der Spermatocyten Flemmings noch eine vierte Generation auf, in welcher die Vierergruppen in der reduzierten Zahl von zwölf Stück erscheinen und in welcher die zwei Reifungsteilungen sich voll ziehen. Die wichtige Phase der zwölf Viererkugeln hatte hier schon Flemming (12) gesehen, aber als Anomalie gedeutet. Sie gehen nach seiner und vom Raths Annahme aus je zwei verkürzten Schleifen durch Querteilung hervor. In der That spricht die Abbildung der Fig. 7 (l. c.) für einen solchen Entstehungsmodus. Die Einzelkugeln verteilen sich dann durch

zwei unmittelbar sich folgende Schlussteilungen auf die vier Samenenkelzellen (= unreife Samenzellen oder Spermatiden). Verhalten sich die Dinge so, wie sie hier aufgefasst sind, dann würde die Spermatogenese von Salamandra sich an die der Arthropoden im Sinne vom Raths anschliessen lassen. Jedenfalls liegen aber die Verhältnisse hier, wie vom Rath selbst betont, schwierig, haben sich doch hervorragende Kenner der karyokinetischen Teilung an diesem Gegenstand schon versucht. Da ich das Objekt nicht aus eigener Anschauung kenne, kann ich mir ein Urteil nicht anmassen. Indessen muss ich doch sagen, dass mir die Deutung, welche vom Rath der Samenbildung von Salamandra giebt, sehr plausibel erscheint.

In dieser Arbeit macht der genannte Forscher ferner auszugsweise Mitteilungen über weitere Untersuchungen an Arthropoden, durch die er seine Ansicht von der Reduktion bestätigt findet. Er sah Vierergruppen bei der Spermatogenese von Dytiscus marginalis und der Ovogenese mariner Copepoden, z. B. Euchaeta, wo sie aus Ringen hervorgehen. Die Ringe entstehen, wie bei Gryllotalpa durch Verlötung der freien Enden von Doppelfäden, und das Doppelfadensystem lässt sich bis in den Dyaster der letzten Teilung der Ureier zurückverfolgen. „In Betreff näherer Einzelheiten über die Ovogenese der Copepoden des Süsswassers z. B. Cyclops und Canthocamptus“ verweist er. „auf die diesbezüglichen Untersuchungen von V. Haecker.

Die Befunde derjenigen Forscher, welche eine Entstehung der Vierergruppen durch zweimalige Längsspaltung annehmen, lassen eine direkte Vergleichung mit den meinigen nur schwer zu. Was die Untersuchungen Boveris (5) anlangt, so finde ich beim Studium seiner Abbildungen, dass unter den 16 Chromosomen der ersten Richtungsspindel des Heteropoden Carinaria (Zellstud. III, Fig. 13) mehrere eine auffallende Ähnlichkeit mit den quergeteilten Doppelstäben von Cyclops besitzen. Wenn

die letzteren am Querspalt winkelig abgeknickt sind, sehen sie gerade so aus, wie die von Boveri abgebildeten Chromosomen. Es liegt nahe, daraus den Schluss auf eine wirklich stattfindende Querteilung zu ziehen, doch lässt sich aus der einen Abbildung etwas sicheres nicht folgern. Die Stäbchen von Echinus (Fig. 40 l. c.) zeigen, wie Boveri auch selbst angiebt, eine Querteilung und endlich erwecken die Chromosomen des Keimbläschens von Pterotrachea (Fig. 1 l. c.) in mir ebenfalls den Verdacht einer Quergliederung.

Wie die Vierergruppen bei Branchipus entstehen, ist aus der Arbeit Brauers (8) nicht zu entnehmen, doch möchte ich darauf hinweisen, dass die Abbildungen des entscheidenden Stadiums (Fig. 8 und 9 l. c.) sich mit den Verhältnissen, die ich bei Cyclops fand, sehr wohl in Einklang setzen lassen. Es liegen hier Doppelstäbchen und Viererkugeln neben einander im Keimbläschen. Bei der Verwandtschaft zwischen Brachiopoden und Copepoden ist die Vermutung vielleicht nicht zu gewagt, dass die Viererkugeln hier ebenso entstehen möchten, wie bei Cyclops, nämlich durch Querteilung der Stäbchenpaare. Eines der letzteren könnte nach der Zeichnung (rechts in Fig. 8 l. c.) als in Querteilung begriffen angesehen werden (?). Auch vom Rath teilt in seiner eben erschienenen Arbeit (26) mit, dass bei Branchipus die Vierergruppen durch eine einmalige Längsspaltung entstehen.

Es bleiben noch die Befunde bei Ascaris zu besprechen übrig, welche den meinigen diametral gegenüberstehen, aber dabei doch so wohl begründet erscheinen, dass man nicht ohne weiteres über sie hinweggehen kann. Schon O. Hertwig, der die Vorbereitungsstadien der Reife hier eingehend studiert hatte, war zu der Anschauung gekommen, dass die vier Stäbchen durch zweimalige Längsspaltung sich bilden. Und nun hat Brauer (9) diese Ansicht bestätigt und mit guten Gründen gestützt. Ich wüsste wenigstens nicht, wie man jenen Entstehungs-

modus in noch überzeugenderer Weise darlegen könnte und vermute, dass die Mehrzahl der Fachgenossen, welche den Streit um die Chromatinreduktion aus der Vogelperspektive verfolgt hatten, bei dem Erscheinen von Brauers Arbeit den Eindruck erhalten haben, dass die Sache nun entschieden sei und zwar zu Ungunsten der Weismann'schen Auffassung. Ich selbst hatte mich damals schon davon überzeugt gehabt, dass bei Cyclops die Viererstäbchen auf andere Weise entstehen, als für Ascaris nun wieder von neuem angegeben ward, und hatte bei jenem überaus günstigen Objekt so überraschend einfache und klare Verhältnisse gefunden, dass ich hoffen konnte, hier ein Beweismaterial vorzubringen, welches hinter demjenigen Brauers nicht zurücksteht. Hierfür schien es mir allerdings notwendig, die fragliche Entwickelungsperiode Schritt für Schritt in allen einzelnen Phasen darzulegen, damit man mir nicht einwenden könne, ich habe das Stadium einer zweiten Längsspaltung, das vielleicht rasch abläuft, übersehen. Dieser Umstand mag die minutiöse Beschreibung entschuldigen, die ich gegeben habe. Indessen stütze ich mich bei meiner Beweisführung nicht allein auf das angeführte negative Argument, sondern noch mehr auf das weitere positive, dass nämlich der Akt der Querspaltung selbst sich mit aller wünschenswerten Klarheit verfolgen liess: zwei durch Längsspaltung entstandene Stäbe teilen sich kurz vor der ersten Richtungsspindel der Quere nach und das Resultat sind die Viererstäbchen der ersten Richtungsteilung. Einfacher und durchsichtiger kann der Prozess der Vierergruppenbildung gar nicht liegen, als es hier der Fall ist. Ich kann daher vorläufig nichts anderes thun, als diesen meinen Befund demjenigen Brauers bei Ascaris gegenüber zu stellen.

Um mir Klarheit zu verschaffen, habe ich zwar seit vorigem Herbst die Spermatogenese von Ascaris meg. bivalens und univalens selbst untersucht, bin aber noch zu keinem bestimmten

Ergebnis gekommen. Von dem Hauptargument Brauers, dass vor dem Auftreten der Viererstäbchen ein vierteiliger Faden existiert, habe ich mich jedenfalls bis jetzt nicht überzeugen können. Doch will ich daraus noch keinen Schluss ziehen, sondern meine Beobachtungen an anders konserviertem Materiale fortsetzen. Dass meine, mit Sublimat und Essigsäure (in verschiedener Mischung) fixierten, Objekte übrigens nicht schlecht erhalten sind, möge aus einer Beobachtung hervorgehen, die ich hier einflechten will. Nach Hertwig und Brauer verdichtet sich das Chromatingerüst, das zu Anfang der Wachstumsperiode vorliegt, später zu einem kompakten, fast „homogenen Chromatinhaufen", in welchem „eine Unterscheidung von Fäden nicht mehr möglich" ist, wie Brauer ausdrücklich sagt. Ich sehe nun an meinen Präparaten, dass dieser „rätselhafte Chromatinhaufen" ein dicht verschlungener Knäuel ist, dessen Windungen allerdings sehr kompliziert verlaufen, aber doch in allen Teilen des Haufens zu erkennen sind.

Meine Versuche, die Entstehung der Viererstäbe von Ascaris auf das Schema von Cyclops zurückzuführen, haben mich indessen bis jetzt nicht recht befriedigt. Man trifft zwar unter den sehr mannigfaltigen Chromatinfiguren, welche dem Auftreten der Stäbchenbündel vorausgehen, zuweilen solche, die sich im Sinne einer Querteilung winklich abgeknickter Doppelfäden verwerten lassen würden, etwa nach dem Schema, welches Haecker für die Entstehung der Vierergruppen von Cyclops (17, pag. 482) giebt. Aber das Verhalten des Chromatingerüstes ist gerade zu dieser Zeit ein so ungemein wechselvolles, dass ich mir ein einheitliches Bild von der Entstehung der Viererstäbchen nicht habe entwerfen können. So günstig Ascaris für die Untersuchung der Reifungsteilungen ist, für die vorausgehenden Stadien ist es ein sehr schwieriges Objekt, das sich den Copepoden und namentlich Cyclops mit seiner schematischen Einfachheit nicht an die Seite stellen kann.

So muss ich es denn vorläufig offen lassen, ob die Bildung der Viererstäbe bei Ascaris sich mit derjenigen von Cyclops und der übrigen Copepoden in Einklang setzen lässt oder nicht. A priori wird man geneigt sein, den gleichen Vorgang für alle Tiere anzunehmen, aber selbstverständlich ist das durchaus nicht. Der Umstand, dass bei beiden Tieren die Einzelstäbe unter sich verschieden gelagert und in ungleicher Weise verbunden sind, muss jedenfalls zur Vorsicht auffordern. Aber selbst für den Fall einer ungleichen Entstehungsweise der Vierergruppen könnte doch der Reduktionsprozess im wesentlichen auf das gleiche Resultat hinauslaufen. Eine nähere Ausführung dieser Möglichkeit würde mich zu weit führen, ich wollte dieselbe hier nur erwähnen, um den augenblicklichen Stand der Frage zu kennzeichnen.

---

Wenn ich zum Schluss auf Grund meiner Resultate zur Reduktionstrage Stellung nehme, so kann dies nur unter einer bestimmten Voraussetzung geschehen. Meine Untersuchungen bei Copepoden erstrecken sich nicht bis zum Ende der Eireifung, sondern umfassen nur die Bildung der Vierergruppen und ihre Einstellung in den Äquator der ersten Richtungsspindel. Ich glaubte diesen Abschnitt der Ovogenese für sich allein behandeln zu können, weil in ihm alle diejenigen Vorgänge ablaufen, welche für das Problem der Chromatinreduktion augenblicklich in Betracht kommen. Das Verhalten des Chromatins in dem weiteren Verlauf der Reifung, d. h. bei der zweiten Richtungsteilung, steht zur Zeit ausser Diskussion, denn alle Forscher, welche bis jetzt Vierergruppen in der Ovo- oder Spermatogenese der verschiedensten Tiere gefunden haben, stimmen, so sehr auch ihre Ansichten über die Chromatinreduktion im übrigen differieren mögen, in dem einen Punkte völlig überein, dass die vier Einzelstücke einer Gruppe vermittels der zwei Reifungsteilungen von einander geschieden werden. Dass es sich bei

den von mir untersuchten Copepoden ebenso verhält, ist die einzige Voraussetzung, die ich machen muss. Dieser Vorbehalt könnte, wie die Dinge jetzt liegen, vielleicht unnötig erscheinen, doch glaube ich, um sicher zu gehen, denselben wenigstens für einen Teil des folgenden vorausschicken zu müssen.

Was zunächst die Reduktion der Chromosomenzahl anlangt, so dürften die geschilderten Befunde für eine Beurteilung derselben ausreichen, da die Vierergruppen schon die Zahlenreduktion zeigen. Wie die letztere zustande kommt, demonstriert Cyclops mit schematischer Klarheit: die durch Längsspaltung entstandenen Doppelfäden des Keimbläschens sind bereits in reduzierter Zahl vorhanden. Für die Herabminderung ihrer Zahl können (siehe oben pag. 273) zwei ursächliche Momente in Frage kommen, erstens ein Ausfall von Chromosomen während der Wachstumsperiode oder zweitens eine Verbindung je zweier Chromosomen zu einem einzigen Fadenstück, wie es vom Rath für Gryllotalpa gewollt hat. Bei Ascaris lässt sich, wie oben ausgeführt, eine Entscheidung nach dem bis jetzt vorliegenden Beobachtungsmaterial nicht treffen, wohl aber dürfte eine solche bei Cyclops möglich sein, denn hier spalten sich die Doppelstäbe zu Beginn der Reifung der Quere nach. Wer an die Erhaltung oder an die Individualität der Chromosomen glaubt (wer nicht daran glaubt, für den hat die Frage der Zahlenreduktion überhaupt keine grosse Bedeutung), kann diese Querteilung nicht wohl anders auffassen, als im Sinne einer Segmentierung, denn es gehen durch dieselbe, wenn man von der durch Längsspaltung hervorgerufenen Verdoppelung absieht, ebensoviele Chromatinstücke aus dem Knäuel hervor, als der Kern ursprünglich besessen hat. Ob der Querspalt im Einzelfalle immer genau der Grenze zweier früherer Chromosomen entspricht, kann hierbei vorläufig besser ausser acht bleiben. Die Segmentierung unterscheidet sich von der in anderen Knäueln üblichen nur dadurch, dass sie zunächst noch

zu keiner vollständigen Lösung der Stücke führt. Eine solche tritt, vorausgesetzt, dass sich die Vierergruppen der Copepoden bei den Reifungsteilungen ebenso verhalten, wie die aller anderen Tiere, erst während dieser Teilungen selbst auf, indem dann die Querstücke sogleich nach beiden Polen befördert werden. Dies kann aber, wie ich ermittelt habe, nicht in der ersten Richtungsteilung geschehen, folglich, wenn überhaupt in einer, dann nur in der zweiten.

Die Streitfrage, ob die Zahlenreduktion im Keimbläschen oder in den Richtungsteilungen vor sich geht, würde somit dahin zu entscheiden sein, dass beides der Fall ist: Es setzt der Reduktionsvorgang schon im Keimbläschen ein, dadurch, dass eine Querspaltung des Fadens, die sonst im Knäuel auftritt, ausbleibt, oder richtiger gesagt, in unvollständiger Weise vor sich geht. Erst während der Richtungsteilungen selbst, und zwar erst in der zweiten Teilung, wird diese Querspaltung vollendet, indem gleichzeitig die Querstücke gegen die beiden Spindelpole von einander geschieden werden. Damit gelangt die schon im Keimbläschen eingeleitete Reduktion zum Vollzug. Wenn die Zahlenreduktion überhaupt durch eine mitotische Teilung zustande gebracht werden soll, dann kann der Vorgang gar nicht anders verlaufen, als es hier thatsächlich geschieht, denn würden sich die Querstücke schon im Knäuel durch eine totale Segmentierung von einander isolieren, wie das bei anderen Zellteilungen der Fall ist, dann könnten sie vermittels des Mechanismus der Karyokinese überhaupt nicht auf die beiden Pole verteilt werden (siehe oben pag. 335).

Trifft die pag. 344 gemachte Voraussetzung zu, dann liefert die Eireifung bei Copepoden die schönste Bestätigung für die Weismann'sche Ahnenplasmenreduktion. Nur würde die Reduktion nicht durch beide Richtungsteilungen vollzogen werden, wie Weismann annimmt, sondern allein durch die zweite.

München, Ende Februar 1894.

# Litteratur-Verzeichnis.


1. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand. 1883.

2. E. van Beneden et Julin, La spermatogénèse chez l'Askaride megalocéphale. Bull. Ac. royale de Belgique 1884.

3. Born, Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton täniatus. Anat. Anz. VII, 1892.

4. Born, Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton täniatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43, 1894.

5. Boveri, Zellenstudien, Heft I—III, Jena 1887, 1888 u. 1890.

6. Boveri, Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris meg. Anat. Anz. 1887.

7. Boveri, „Befruchtung". Referat in Ergebnisse der Anatomie u. Entwickelungsgeschichte. Herausgeg. von Merkel u. Bonnet. Wiesbaden 1892.

8. Brauer, Über das Ei von Branchipus Grubii. Berlin 1892. (Aus dem Anhang zu den Abh. der k. preuss. Akad. d. Wissensch. z. Berlin v. Jahre 1892.

9. Brauer, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42, 1893.

10. Carnoy, La vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephale. La cellule T. II.

11. Fick, Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 56, 1893.

12. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 29, 1887.

13. Grobben, Die Entwickelungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Claus, Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien u. s. w. Bd. III, 1880.

14. Haecker, Über die Reifungsvorgänge bei Cyclops. Zool. Anz. Nr. 346, 1890.

15. Haecker, Die Richtungskörperbildung bei Cyclops und Canthocamptus (Vorl. Mitt.). Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. 6, 1891.

16. Haecker, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie der Tiere. Bd. V, 1892.

17. Haecker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41, 1893.

18. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwickelung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 51, 1891.

19. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 54, 1892.

20. O. Hertwig, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für cellulläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36.

21. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.

22. Ishikawa, Studies of reproductive Elements. Spermatogenesis, Ovogenesis and Fertilization in Diaptomus Sp. Journ. of the College of Science, Imper. University, Japan. Vol. V, Pt. I, 1891.

23. Lameere, Recherches sur la réduction karyogamique. Bruxelles 1890.

24. Platner, Über die Bedeutung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralblatt VIII, 1889.

25a. vom Rath, Über die Reduktion der chromatischen Elemente in der Samenbildung von Gryllotalpa vulgaris Latr. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Naturf. Ges. z. Freiburg i. B., Bd. VI, 1891.

25. vom Rath, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg. Latr. Arch. f. m. Anat. Bd. 40, 1892.

26. vom Rath, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 57, 1.

27. Rückert, Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. VII, Nr. 4 u. 5, 1892.

28. Rückert, Über die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz. VIII, Nr. 2 u. 3.

29. Weismann, Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.

30. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.

# Figuren-Erklärung.

Tafel XXI/XXII (Cyclops strenuus Fisch).

Sämtliche Figuren sind mit dem Prisma entworfen bei Zeiss Apochr. Hom. Im. 2.00 Apert. 1.30 Oc. 4. Tubuslänge 160.

Fig. 1—3. Drei Entwickelungsstufen des Keimbläschens aus der Wachstumszone des Ovariums. In Fig. 2 und 3 sind zweierlei Nucleolen vorhanden.

Fig. 4. Schnitt durch ein etwas älteres Keimbläschen als Fig. 3. Die Längsspaltung der Chromatinfäden tritt deutlich hervor.

Fig. 5. Schnitt durch das Keimbläschen eines etwas älteren Ovidukteies als Fig. 4.

Fig. 6—8. Drei weitere Entwickelungsstufen von Ovidukteiern aus der Wachstumsperiode.

Fig. 6 der Nucleolus stellt ein knäuelartiges Gebilde dar.

Fig. 7 a und b. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte, welche das gesamte Chromatin des Keimbläschens enthalten. Die tief gelegenen Doppelfäden sind blass gezeichnet. In Fig. 7 a ist der Knäuel der Nucleolen abgeblasst.

Fig. 8 a—c. Die drei Schnitte enthalten sämtliche Chromatinfäden.

Fig. 9—22. Schnitte aus der Reifungsperiode von der beginnenden Schrumpfung des Keimbläschens bis zur fertigen Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel. Mit Ausnahme von Fig. 20 sind in jeder Fig. sämtliche Chromosomen des Kerns enthalten, entweder auf einem oder auf zwei, dann mit *a* und *b* bezeichneten Schnitten. Die blass gehaltenen Chromosomen sind nur bei tiefer Einstellung wahrnehmbar.

Fig. 9 a und b. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch das ovoide Keimbläschen. Die Chromosomen zu Doppelstäben verkürzt.

Fig. 10 a und b. Zwei zusammengehörige Längsschnitte derselben Altersstufe.

Fig. 11 a und b. Zwei Längsschnitte eines etwas älteren Keimbläschens. Die Doppelstäbe teilen sich quer (Viererstäbe) und rücken gegen den Äquator.

Fig. 12. Dieselbe Entwickelungsstufe im Querschnitt.

Fig. 13. Längsschnitt
Fig. 14. Schrägschnitt
Fig. 15. Querschnitt
} durch eine etwas ältere Entwickelungsphase. Die Chromosome rücken weiter in den Äquator. Spindelfasern und Centrosomen (*c*) sind wahrnehmbar.

Fig. 16 und 17. Quer- und Längsschnitt mit Pol- und Seitenansicht einer etwas älteren Spindelanlage. Die Chromosome haben den peripheren Teil der Äquatorialebene verlassen.

Fig. 18. Längsschnitt mit Seitenansicht einer etwas älteren Spindelanlage. Die Einstellung der Chromosome fortgeschritten.

Fig. 19 a und b. Dasselbe in zwei zusammengehörigen Längsschnitten.

Fig. 20. Längsschnitt durch eine noch ältere erste Richtungsspindel. Die Einstellung der Viererstäbchen, die sich beträchtlich verkürzt haben, ist vollendet.

Fig. 21. Die fertige Äquatorialplatte in reiner Polansicht (Querschnitt).

Fig. 22 a und b. Dasselbe in schräger Polansicht. (Zwei zusammengehörige Schrägschnitte.

## Tafel XXIII/XXIV. (Heterocope robusta.)

Alle Figuren mit dem Prisma entworfen wie auf Tafel XXI/XXII, jedoch mit Oc 6 statt Oc. 4. Die blassgehaltenen Chromosomen sind bei tiefer Einstellung gezeichnet.

Fig. 23—26 enthalten auf je 2—3 Schnitten *(a—c)*, Fig. 27 und 30 auf je 1 Schnitt das gesamte Chromatin des Kerns nebst den Nucleolen *(n)*.

Fig. 23 a und b. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch das ausgewachsene Keimbläschen eines Ovidukteies. Das Chromatin in 16 Ringen oder Achterfiguren, die z. T. als Doppelfäden kenntlich.

Fig. 24 a—c. Drei aufeinanderfolgende Schnitte durch ein etwas älteres Keimbläschen. Verkürzung der Ringe.

Fig. 25 a—c. Weitere Entwickelungsphase, Zerfall der 16 Ringe in Vierergruppen.

Fig. 26 a—c. Weitere Entwickelungsphase, Längsschnitte durch das gestreckte Keimbläschen. Sämtliche Ringe zu Vierergruppen zerfallen.

Fig. 27. Weitere Entwickelungsphase, das Keimbläschen geschrumpft.

Fig. 28. Weitere Entwickelungsphase, Keimbläschen stärker geschrumpft die Vierergruppen rücken gegen das Innere vor.

Fig. 29 a und b. I. Richtungsspindel auf zwei Längsschnitten. Die Einstellung der Vierergruppen in den Äquator ist vollendet.

Fig. 30. Polansicht der Äquatorialplatte der I. Richtungsspindel auf einem Querschnitt. Die 16 Vierergruppen erscheinen als Doppelkugeln.

## Tafel XXV (Diaptomus grac.).

Vergr. wie auf Taf. XXIII/XXIV. Die Figuren mit Ausnahme von 36 und 38 zeigen auf einem oder zwei Schnitten das gesamte Chromatin des Kerns nebst den Nucleolen (*n*).

Fig. 31 a und b. Keimbläschen eines Ovidukteies auf zwei Schnitten. Die 16 Doppelfäden, an den Enden zumeist verbunden, bilden Achtertouren und ähnliche Figuren.

Fig. 32 a und b. Keimbläschen eines etwas älteren Ovidukteies auf zwei Schnitten. Die Chromatinfäden haben sich verkürzt und bilden 16 Ringe.

Fig. 33 a und b. Keimbläschen eines noch älteren Ovidukteies auf zwei Schnitten. Die 16 Ringe zerfallen in 16 Vierergruppen.

Fig. 34. Keimbläschen geschrumpft. Die Vierergruppen sammeln sich in seinem Innern.

Fig. 35. Innerhalb des geschrumpften Keimbläschens ist die Anlage der ersten Richtungsspindel aufgetreten. Die Vierergruppen stellen sich in den Äquator ein.

Fig. 36. Das Keimbläschen weiter geschrumpft, hat seine Membran verloren. Die Spindel ist kleiner und schmäler geworden. Einstellung der Chromosome vollendet.

Fig. 37. Erste Richtungsspindel in der Polansicht nach vollendeter Einstellung der Chromosome. Die Viererkugeln erscheinen als Doppelkugeln.

Fig. 38. Das Keimbläschen hat sich aufgelöst. Die erste Richtungsspindel ist noch kleiner und schmäler geworden.

Fig. 39. Tochterplatte aus dem zweiten Furchungskern in Polansicht, enthält 32, bereits wieder längsgespaltene, stäbchenförmige Chromosome.

# VON DER ENTSTEHUNG

DER

# CHROMATISCHEN UND ACHROMATISCHEN SUBSTANZEN

IN DEN

# TIERISCHEN UND PFLANZLICHEN ZELLEN [1]).

VON

**M. LAVDOWSKY**

IN ST. PETERSBURG

*Hierzu Tafeln XXVI/XXXI.*

[1]) Auf Wunsch des Herrn Autors habe ich die vorliegende Arbeit in Bezug auf die Handhabung der deutschen Sprache einer Durchsicht unterzogen. Es wurde nur soviel geändert, als für ein bequemes Verständnis des Vorgetragenen unumgänglich nötig war. Die Vertretung des Inhaltes der Abhandlung muss natürlich dem Herrn Autor ganz allein überlassen bleiben. F. Merkel.

In den Jahren 1885 und 1887 veröffentlichte ich zwei Mitteilungen in russischer Sprache [1]), in welchen die karyokinetischen Prozesse der tierischen Zellen, namentlich die chromatischen Mitosenbilder in der Art dargestellt waren, dass sich bei allen Tieren, deren Embryonen die sogenannten Dotterplättchen in sich enthalten, die chromatischen Körner und Fäden aus diesen Nahrungspartikelchen entwickeln. Ob aber die letzteren immer die Plättchenform haben müssen, oder nicht, das ist begreiflicher Weise nur Nebensache, welche kaum nochmalige Erörterung verdient.

Ich wollte damals nur als wahrscheinlich hinstellen, dass man in dem sich entwickelnden Gewebe für gewöhnlich eine grosse Menge Reservestoffe findet, welche als Nahrungsmaterial vom Eidotter herstammen und früher oder später vermittelst noch unbekannter chemischer Umsetzungen in die kleinsten Körner übergehen, welche dazu bestimmt sind, die „Chromatin-“ oder „Nucleïnkörnchen“ aus sich zu bilden.

Meiner Ansicht nach steht also die Entwickelung der Chromatinsubstanzen in den tierischen Zellen in engster Beziehung zu den Eidotterelementen — ein Ergebnis, auf welches bereits

---

[1]) M. Lavdowsky. Karyokinese und Dotterplättchen. Der „Arzt“ (Wratsch). 1885, Nr. 50. Erste Mitteilung. — Die „russische Medizin“. 1887. Nr. 13—17. Zweite Mitteilung. —. Beide Aufsätze sind in Hofmann und Schwalbes Jahresberichten 1886, S. 567 und 1888, S. 53 referiert.

die früheren, leider allzu wenig geschätzten Angaben von Aurel Török hinweisen [1]).

Im Widerspruch zu der in Rede stehenden Meinung über die Quelle des Chromatins in dem Nahrungsmateriale der Zellen — stand zur Zeit einmal der Umstand, dass in den schon entwickelten Elementen, wie es scheint, keine Spur von Dotterplättchen sich findet und dann, dass auch in den pflanzlichen Elementen keine Analoga der tierischen Plättchen vorhanden seien. Allein diese Einwände sind nicht so wichtig, als man glauben könnte, denn es ist nicht schwer, auch in den pflanzlichen Zellen die verschiedenen Nahrungsstoffe zu entdecken, besonders die Amyloidkörnchen, welche dabei den tierischen Dotterplättchen sehr gleichen und welche, wie ich ferner zu beweisen hoffe, nicht wenig Anteil an der Bildung der Kernsubstanzen nehmen.

Der schwierigste Punkt sowohl für die tierischen als auch für die pflanzlichen Zellen besteht in der Frage über die Art und Weise des Überganges des Nahrungsmaterials in die Kerne der Zellen, um die Chromatinsubstanz zu bilden. Es ist sehr schwer, einen direkten Übergang der Dotter- und Amyloidkörnchen in die Kerne zu zeigen, obschon beide Arten von Körnchen sehr nahe den letzteren in dem Zellenplasma liegen, doch konnte ich an mehreren Präparaten die Erscheinung genau beobachten und bilde es ab, soweit es den Umwandlungsprozess der Dotterplättchen anlangt.

Ausserdem können wir voraussetzen, dass die feinsten Dotter- und Amyloidkörnchen auch zuerst in dem Protoplasma sich lösen (bekanntlich verwandeln sich die Amyloidkörnchen zuerst in Glukosesubstanz und lösen sich dann), und auf diese Art in flüssigem Zustande in die Zellenkerne übergehen, um die Chromatinmasse zu bilden.

---

[1]) Aurel von Török, Über formative Differenzierungen in den Embryonalzellen von Siredon pisciformis. Arch. für mikroskop. Anatomie. Bd. 13, S. 756.

Bei solcher Voraussetzung werden vielleicht auch diejenigen allgemein verbreiteten Vorgänge eine Erklärung finden, bei welchen man so zu sagen keine Spur von charakteristischen Nahrungskörnchen in den Zellen entdeckt und wo die Protoplasma- und Kernsubstanz nur aus scheinbar gewöhnlichen Albuminatgranulis besteht, was vielfach gesehen und beschrieben worden ist. Das zweite Ziel dieser Arbeit ist, Licht zu verbreiten über die Entstehung, Bedeutung und Schicksale der bei der Karyokinese zu beobachtenden Kernkörperchen, Centrosomen und achromatischen Bestandteile der Kerne, deren Studium bis jetzt, trotz massenhafter Mitteilungen und Monographien über Karyokinese noch nicht zu befriedigendem Schlusse gelangt ist.

## Erstes Kapitel.

## Die angewandte Untersuchungsmethode.

Fixierungsmittel. Von der von mir gebrauchten Methodik will ich in erster Linie über die Fixierungsmittel reden und dann über den Modus der Färbung und Entfärbung Mitteilung machen, weil in den verschiedenen Laboratorien sehr mannigfaltige Verfahren angewendet werden.

Zum Fixieren der Gewebe mit den ruhenden und sich teilenden Kernen, seien sie von tierischen oder pflanzlichen Teilen entnommen worden, brauchte ich meist:

1. Gesättigte Lösungen von Pikrinsäure allein oder in Mischung mit $^1/_3$ T. des 90 %igen Alkohols.

2. Die Flemmingsche Solution verschiedener Koncentration.

3. Die Hermannsche Platinchloridosmium-Essigsäurelösung wieder verschiedener Koncentration.

Die beiden letzteren Flüssigkeiten gaben mir die trefflichsten Resultate, sehr scharfe und schöne Bilder, insbesondere für die chromatischen Substanzen, die schon ohne nachfolgende

Färbung und bei der Untersuchung mit guten Objektiven in reinem Wasser sehr prägnant hervortraten.

Chromosmium-Essigsäuregemisch von Flemming brachte ich in bekannter Weise in Anwendung, nur erlaube ich mir zu raten, die nachfolgende Härtung in Spiritus nicht so lange fortdauern zu lassen, bis die Gewebsstücke ihre gelbliche Färbung, respektive den Chromsalzgehalt verloren haben; sondern im Gegenteil je schneller die Färbung nach der Alkoholhärtung folgt, d. h. je früher das Material für die Tinktion fertig ist, desto stärker und in allen anderen Beziehungen besser tritt die Färbung hervor. Namentlich für die Tinktionen mit Anilinfarbstoffen hat mich dieses Vorgehen noch niemals im Stich gelassen. Um frisches Härtungsmaterial zu haben, genügt es, die fixierten Gewebsstücke 24—48 Stunden lang in 90 %igem Alkohol zu halten, sie dann in Schnitte zu zerteilen und der Färbung zu unterwerfen. Wenn aber die Gewebsteile bis zu mehreren Monaten in Spiritus verbleiben und mithin die Fähigkeit zum Färben stark eingebüsst haben, so ist es zweckmässig, die Stücke für kurze Zeit (12—15 Stunden) wieder in Flemmingsches Gemisch zu bringen und sie dann im Wasser abzuspülen, in Alkohol etwas nachzuhärten und endlich zu mikrotomieren oder zu zerzupfen und zu färben. Dasselbe gilt ebenso für die Hermannsche Lösung. Trotz der Versicherung des Autors hat diese Flüssigkeit keine besonderen Vorteile und ist viel teurer im Vergleich mit der Flemmingschen Mischung. Ihr grosser Gehalt an Überosmiumsäure wirkt sogar einigermassen schädlich auf die feinsten Strukturen, weshalb ich bei meinen Arbeiten die Menge der Osmiumsäure um die Hälfte verminderte oder die Platinchloridlösung allein in Verbindung mit Essigsäure in Anwendung brachte und zwar:

4. 15 bis 30 T. einer 1 % Platinchloridlösung und ½ bis 1 T. konzentrierte Essigsäure oder Ameisensäure.

Sehr gut wirkt ebenfalls meine folgende Fixierungslösung:

5. 100 T. 0,5 % Essigsäure (Eisessig), 10 T. 2 % Chromsäure (oder 1 % Platinchloridlösung) und 10 T. 95 % Alkohol (statt der Osmiumsäure).

6. Die von mir modifizierte Merkelsche Flüssigkeit besteht aus: 100 T. 0,5 % Essigsäure (Eisessig), 10 T. 1 % Chromsäure, 5 T. 1 % Platinchloridlösung.

Nach dem Fixieren in den angegebenen Flüssigkeiten werden alle die chromatischen und achromatischen Bestandteile sehr deutlich. Sonst brauche ich auch:

7. Holzessig, nach Hermann oder die kürzlich von mir vorgeschlagene

8. 2 % Jodsäure, welche Flüssigkeiten ich 12—15 Stunden (je nach der Grösse der Stücke) auf die Gewebsteile wirken lasse. Teile, welche vorher ganz frisch waren, werden in 80—90 % Alkohol im Laufe von 1 bis 3 Tagen gehärtet.

Nach Einwirkung der Jodsäure erhielt ich ungemein transparente, klare und reine Bilder, wie auch nach Einwirkung der unten zu beschreibenden Formaldehydlösung.

9. Fixierung in Sublimatlösungen. Bekanntlich wurden die Sublimatlösungen als gute Fixierungsmittel schon von mehreren Seiten für sehr verschiedenartige Zwecke und für mannigfaltige Strukturen warm empfohlen.

In Übereinstimmung mit Böhm, Oppel und anderen fand ich die Kombinationen von Sublimat mit Essigsäure sehr vorteilhaft, ausserdem kombinierte ich die Sublimatlösungen mit anderen Reagentien. Ich kann folgende Formel als zweckmässig empfehlen:

10. Gesättigte Sublimatlösung 25—30 T.[1]), destilliertes Wasser 25 T., konzentrierte Essigsäure 0,5 bis 1 T.

---

[1]) Alle Sublimatlösungen sind wässerige und „kalt" gesättigte, d. h. bei Zimmertemperatur saturierte.

11. 2 T. der oben erwähnten Platinchloridessigsäure (d. h. 15—30 T. 1 % und 1 T. Eisessig), 1 T. gesättigte Sublimatlösung.

Ferner leisteten mir für einige Fälle, besonders für pflanzliche Gewebe, gute Dienste folgende etwas komplizierteren Flüssigkeiten:

12. 5—10 T. gesättigte Sublimatlösung, 2—4 T. 2 % Chromsäurelösung, 1—2 T. 10 % Platinchloridlösung, 1 T. konzentrierte Essigsäure, 15 T. destilliertes Wasser.

Wenn aber in letzterer Flüssigkeit Chromsäure- oder Platinchloridlösung fehlen, so schadet dies nichts, denn der genügend grosse Sublimatgehalt fixiert die Gewebe an und für sich sehr gut.

Es ist jedoch nicht zu vergessen, dass sich nach Sublimatwirkung und nachfolgender Alkoholhärtung in den Geweben fast immer Niederschläge bilden, welche durch Schütteln der Objekte in jodiertem Alkohol entfernt werden müssen. Trotzdem tritt aber in manchen Objekten durch die Sublimatwirkung eine Trübung und Nachdunkelung ein, welche der Schönheit der Bilder einigermassen schadet.

13. Bei Untersuchung des Zellen- und Kernbaues und der Prüfung der weiter unten zu erwähnenden Meinung von Altmann musste ich eine schwach saure, fast neutrale Flüssigkeit herstellen. Zu dem Zwecke legte ich die Gewebsstücke für eine Dauer von 4 bis 7 Tagen in eine Mischung, welche bestand aus 100 T. Wasser, 3 T. doppelchromsaurem Kali und 2 T. essigsaurem Natron ohne oder mit 3–4 T. einer 1 % Osmiumsäure.

Diese Lösung wirkt sehr schonend auf die Gewebe und giebt viel bessere Resultate, als die von Altmann empfohlene Osmiumsäure allein (mit nachfolgender Färbung mittelst Cyanin), statt den Flemmingschen oder Hermannschen Flüssigkeiten, mit welchen die Osmiumsäure ebenfalls gar nicht

2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12a
14b
15
16
17
18
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32

konkurrieren kann. Andererseits erinnert meine angegebene Flüssigkeit etwas an die Müller'sche Lösung, doch unterscheidet sie sich von dieser hauptsächlich dadurch, dass sie auf die Gewebe schneller wirkt und besonders die pflanzlichen Zellen sehr schön schwärzt, ohne dabei den Zelleninhalt zu trüben: die Elemente bleiben ganz transparent und glänzend. Die Schwärzung beruht wahrscheinlich auf der Färbung des sogenannten „Elaioplasma" mit den darin enthaltenen Öltröpfchen.

14. Formaldehydlösungen. In letzterer Zeit hat Blum in der Zeitschr. f. Mikroskopie, Bd. 10, S. 314 ein neues Fixierungsmittel vorgeschlagen, nämlich Formaldehyd oder kurz Formol. Ich versuchte dasselbe für das Studium der Karyokinese nutzbar zu machen und fand in der That in diesem Reagens ein ganz vorzügliches Fixierungs- und Härtungsmittel für tierische und pflanzliche Zellen. Kleine Stücke der Gewebe härtete ich in 10 % und noch mehr verdünnten Lösungen des Formols, mikrotomierte und färbte sodann. Dies Mittel wirkt sehr schnell und gut; die Zellen bekommen ein klar-transparentes Aussehen, sind sehr zart konturiert und ohne jede Spur von Trübung ihres Inhaltes. Doch bringt Formol, meiner Erfahrung nach, sehr bemerkbare Zerstörung einiger Teile des Protoplasma mit sich, indem es dasselbe stark vacuolisiert. Die Kerne aber zeigen keine Veränderungen und treten mit allen ihren Bestandteilen normal hervor. Ich fand ausserdem, dass die Kombination des Formol mit Alkohol noch bessere Resultate ergiebt. Ich stellte zur Untersuchung der karyokinetischen Vorgänge in den tierischen und pflanzlichen Zellen folgende zwei Lösungen her:

15.

| | 1. Lösung. | 2. Lösung. |
|---|---|---|
| Destilliertes Wasser . . . | 20 T. | 30 T. |
| Alkohol 95 % . . . . . | 10 T. | 15 T. |
| Formol konzentr. . . . . | 3 T. | 5 T. |
| Eisessig . . . . . | 0,5 T. | 1 T. |

Die nach allen mitgeteilten Methoden fixierten Objekte wurden meist direkt aus Alkohol in Hollundermark geschnitten. Die Celloidin-, Photoxylin- und Paraffineinbettung wandte ich nur selten an, um der Struktur der zartesten Zellenbestandteile möglichst wenig zu schaden.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir hauptsächlich die Frosch- und Axolotllarven, deren Flossenhaut für die Untersuchung der Karyokinese vorzügliche Objekte bietet. Die albinotischen Exemplare der Siredonlarven haben nur dann Vorzüge, wenn sie wirklich ganz frei von Pigment sind.

Die Präparation der erhärteten Tierchen vollzieht sich derart, dass die abgeschnittene Flosse mit feinen Pincetten der Länge nach halbiert und alsdann der Tinktion unterworfen wird. — Die Halbierung der Flosse muss stets in Wasser unter starker Lupe ganz schonend ausgeführt werden, um möglichst grosse Hautstücke zu gewinnen. Die Präparation ist freilich nicht leicht, aber sie gelingt immer, sobald die Gewebsstücke noch frisch erhärtet sind. Lässt man aber die Larven mehrere Wochen lang in Alkohol liegen, so wird die Entfernung der Hautschichte sehr erschwert, selbst nach der Fixierung in Pikrinsäure, welche sonst, infolge der noch vorhandenen Elastizität der Gewebe, die Isolation erleichtert.

Die sauber abgetrennten Hautfetzen bestehen nur aus der Epithelzellenschicht mit einigen darunter liegenden Bindegewebs-, Muskel- und Nervenfasern. Für Untersuchung der Mitosen eignen sich auch abgetrennte Teile von Brust- und Kopfknorpeln, welche aber ganz frei von Eingeweiden sein müssen. Leider sind sie mitunter reich an Pigment — ein Umstand, welcher die Beobachtung bisweilen behindert.

Von pflanzlichen Teilen verwandte ich meist die jüngeren Blütchen und die reifen Blumen verschiedener Liliaceen (Lilium Martagon, L. album Harisii, L. specios.

rubrum, Crinum, Hyacinthus orientalis et candicans u. dgl.) und fertigte Quer- und Längsschnitte ihrer Embryosäcke. Von L. Martagon hatte ich auch verschiedene Varietäten zur Verfügung Vortreffliche Objekte erhält man ferner von den Wurzeln der verschiedenen Bohnen und von Zea mais, am vorzüglichsten von den Wurzeln der Vicia Faba, mit welchen sich in letzterer Zeit auch Zimmermann beschäftigte. Er behandelt allerdings die Wurzeln ganz gelegentlich und fragmentarisch und geht sehr wenig in die feineren Strukturen derselben ein. Da ich mit diesem ausgezeichneten Objekte bereits zwei Jahre arbeitete und in ihm das beste Material zur Untersuchung der Karyokinese fand, so zeichne ich hier die Viciaschnitte und einzelne Zellen derselben. Im methodologischen Teile der Arbeit werde ich über Vicia Faba Näheres beibringen.

Für die Untersuchung eignen sich 1 bis 2 cm lange Wurzeln, welche Länge in guter Erde bei genügend hoher Temperatur schon am Ende des zweiten Tages nach dem Einpflanzen erreicht wird. Fast dasselbe gilt auch für die Zeawurzeln. Allerdings entwickeln sie sich meist etwas später und nicht so leicht wie die Wurzeln von Vicia Faba. Nach Ablauf der erwähnten Zeit muss man die Samen gut auswaschen, die Wurzeln etwas mit Fliesspapier abtrocknen und sofort in die Fixierungsflüssigkeit einlegen. Dass nur die von den Samen abgeschnittenen Wurzelteile in die Flüssigkeit kommen, versteht sich wohl von selbst. Das abgeschnittene Ende darf nicht längere Zeit mit Wasser in Berührung kommen; ist die Fixierungsflüssigkeit stark, dann ist es praktisch, nicht zu viel von derselben zum Fixieren zu nehmen. Wie die tierischen Gewebe, so kann man auch die pflanzlichen, inklusive der Gewebe von Vicia Faba, frisch in starken Alkohol übertragen; die Menge des Alkohols muss dabei immer mit den Volumen der Gewebsteile im Verhältnis stehen. Geschnitten wurden, aus dem oben angegebenen Grunde, sowohl die Viciawurzeln,

als auch die Embryosäcke von Liliaceen fast ausschliesslich in Hollundermark; in 75—80 % Alkohol gelegt und dann tingiert[1]).

Über die Tinktionsmittel und das Entfärbungsverfahren. Von den von mir benutzten Tinktionsmitteln erwähne ich hier: saures Fuchsin, Safranin, Gentiana- und Dahlialösungen, Magentarot, Methylen- und Methylblau, Jod-, Methyl- und Lichtgrün, Rhodamin, Rubin, Biondische Lösung, Hämatoxylin nach Böhmer, Rud. u. Mart. Heidenhain (in Verbindung mit schwefelsaurem Eisenammonoxyd), Karmin, Eosin und andere.

Die Quer- und Längschnitte wurden für gewöhnlich in Mischungen destillierten Wassers mit einigen Tropfen konzentrierter Farbstofflösungen überfärbt, in 90—95 % Alkohol entfärbt und entwässert und sodann in Nelkenöl aufgehellt.

Die gelungene Entfärbung bis zum gewünschten Grade glänzender Kernelektion — ist bei der Färbungsprozedur ganz besonders wesentlich. Am besten verfährt man in folgender Weise:

1. Bei Benützung reinen Alkohols (d. h. 90—95 o/oigem Spiritus ohne irgend welchen Zusatz) zur Entwässerung und Entfärbung bringe ich die überfärbten Schnitte (4—10—20 Stück

---

1) Gute mikroskopische Bilder von Wurzeln (Zea mais) liegen bereits in den älteren botanischen Lehrbüchern vor, z. B. bei Sachs, 1873, S. 146, 152, ohne jedoch die Karyokinese in den Zellen zu zeigen. Von dem Prozesse in den Wurzeln der Vicia Faba spricht in der letzteren Zeit Zimmermann (man vergl. weiter, op. cit. Nr. 10), doch bildet er nur einige Zellen ab, welche die Sache wenig deutlich wiedergeben. Angesichts dessen will ich erwähnen, dass ich durch einen Botaniker die Mitosen in den Schnitten der Viciawurzeln schon sehr lange kenne; dieser Gelehrte hat jedoch aus mir unbekannten Gründen über den Gegenstand nichts publiziert. Die Schnitte zeigten nach Behandlung mittelst Flemmingscher Flüssigkeit und Safraninfärbung sehr prägnante Bilder. Ich hatte selbst bisher keine Gelegenheit die Karyokinese in den Wurzeln zu beschreiben; da aber die Untersuchung derselben sehr leicht ist und, wie gesagt, die Bilder in Bezug auf alle Erscheinungen der indirekten Zellteilung sehr lehrreich sind, so dürfte es wohl an der Zeit sein, die moderne und ausführliche Behandlung derselben einmal vorzunehmen.

auf einmal) für zwei bis vier Minuten in denselben und übertrage dann die besten in eine Schale, welche 2 T. Nelkenöl mit 1 T. ozonisiertem Terpentinöl enthält. Hierin bleiben die Schnitte 2—24 Stunden, wodurch sie nach und nach die Überfärbung verlieren. Sind sie nun ganz schön und genau differenziert, dann lege ich sie auf den Objektträger, lasse die Öle abfliessen und klebe mittelst dünnerer Lösung von Kanadabalsam in Terpentinöl oder Xylol an. Der Einschluss in eine dickere Kanadabalsamlösung erfolgt in bekannter Weise.

2. Noch besser ist, weil die Objekte reiner und intensiver gefärbt erscheinen, wenn zur Entfärbung 95 % Alkohol benutzt wird, dem einige Tropfen von 10 %igem Chlorzinkjod oder 1 %igem Zincum jodatum oder auch einfacher Jodtinktur zugefügt werden.

Das letztere Mittel brauchen die Histologen, Botaniker und Bakteriologen, nach der Angabe von Gram mit gutem Erfolge schon lang. Ich wandte ausserdem Chlorzinkjod an, welches so vielfache Anwendung bei den botanischen Verfahren findet und Jodzink — beides mit noch besserem Erfolge, umsomehr, als man nach Anwendung des Chlorzinkjod auch die Blaufärbung der Cellulosehäute der pflanzlichen Zellen erzielt. In Verbindung mit roten Farbstoffen, wie Fuchsin, Safranin u. dgl. kann man ausgezeichnete und ganz reine Doppelfärbungen erhalten. Die Entfärbung der Schnitte in Alkohol mit einer der angegebenen drei Jodverbindungen geht sehr rasch von statten. In dem erwähnten Gemisch von Terpentin- mit Nelkenöl verlieren die Schnitte rasch die überflüssige Menge von Farbstoffen und sind baldigst zum Kanadabalsameinschluss fertig.

Die angegebenen „einigen“ (d. h. 3–4, mitunter schon 1–2) Tropfen Chlorzinkjod, Jodzink oder Jodtinktur kommen für gewöhnlich auf 10 ccm 90—95 % Alkohol. — Chlorzinkjod

muss sehr gut und unzersetzt sein, hergestellt einfach nach der Angabe von Behrens.

Sehr zweckmässig, aber nicht ganz leicht ist es, die gefärbten Schnitte, jeden für sich, für einen Moment direkt in 10 %ige Lösung des Chlorzinkjod einzutauchen und dann rasch in 90 %igen Alkohol zu bringen, in welchem die Entfärbung und Entwässerung im Laufe einiger Minuten beendet ist. Dies Verfahren eignet sich für solche Fälle, in welchen die Violettfärbung der Cellulosewandungen bei gleichzeitiger Rottinktion, eventuell mittelst Fuchsin, zu wünschen ist.

Aus dem Gesagten geht von selbst hervor, dass sich letztere Färbungsmethode am besten für pflanzliche Gewebe, dagegen die Entfärbung in einfach jodiertem Alkohol sich für die tierischen Gewebe eignet.

Es sei auch darauf aufmerksam gemacht, dass bei Färbung der halbierten Larvenflosse in den mittleren oder Achsenteilen, wo die Chorda gelegen ist und wo die Gewebsteile dicker sind, sich für gewöhnlich mehr Farbstoff findet, als in den peripherischen Teilen, weshalb jene länger entfärbt werden müssen, als diese. Will man also in letzteren die Mitosen stark tingiert erhalten, dann ist es notwendig, die Flosse nicht so lang in der Entfärbungsflüssigkeit zu behalten, bis die Achsenteile ganz und gar die diffuse Färbung verloren haben; sonst verblassen die peripherischen Teile, in welchen die Mitosen zahlreicher sind, mehr als gut ist. Mit der Zeit verschwindet die diffuse Färbung noch stellenweise, besonders wenn die Zupfstücke nicht zu früh aus dem Nelkenöl herausgenommen wurden. So präparierte und gefärbte Larvenflossen habe ich schon 10 Jahre im Besitz, ohne dass Veränderungen eingetreten wären.

Nicht halbierte Flossen, sowie absichtlich dicker gemachte Schnitte schliesst man am praktischsten zwischen zwei Deckgläschen in Kanadabalsam ein, um die Objekte von beiden

Seiten her untersuchen zu können, wofür die von mir aus Holzplatten, oder die von Rabl aus Glasstreifen hergestellten Objektrahmen gut dienen können. Leider sind weder meine, noch die Rabl'schen Rahmen im Handel, die eigenhändige Herstellung derselben aber ist nicht jederzeit möglich. In Folge dessen schlage ich hier noch eine und zwar viel einfachere Modifikation derselben Rahmen aus Karton vor, welche zu jeder Zeit rasch herzustellen sind. Man schneide aus nicht zu dickem Karton glatte, längliche Platten in Objektträger form aus und versehe deren Mitte mit einer viereckigen Öffnung, welche 2—3 mm im Geviert kleiner ist, als die benützten Deckgläschen sind — und der Objektrahmen ist fertig. Alsdann klebt man mit Leim ein Deckglas auf die Kartonplatten über der Öffnung an — und lässt die Rahmen für eine halbe Stunde austrocknen. Die Prozedur ist äusserst leicht und lässt sich mit einem Federmesser ausführen. Auf das Deckglas des so vorbereiteten Rahmens legt man die Gewebschnitte, bedeckt sie mit einem Tropfen Kanadabalsam und einem zweiten entsprechenden Deckglas. War der Kanadabalsam genügend dick, dann wird er schon in zwei Tagen so fest, dass es möglich ist, den Rahmen umzudrehen und von der Unterseite her zu untersuchen. Es ist begreiflich, dass man aus dickerem Karton ganz dieselben Objektrahmen herstellen kann, wie aus dünneren Holzplatten. Alle Rahmen, auch die von Rabl aus Glasplatten hergestellten, sind bei weitem weniger praktisch, dauerhaft und haltbar, wie meine Holzobjektrahmen. (Man vergleiche meinen Bericht über diese in dem medizinischen Journal „Der Arzt", 1885, Nr. 41, VI. Notiz „zur mikroskopischen Technik".) Untersuchern, welche sehr schonend arbeiten, kann ich raten, die Schnitte einfach zwischen zwei grössere Deckgläschen einzuschliessen und beiderseitig zu untersuchen. Die Handhabung der Präparate ist jedoch sehr unpraktisch und schwer.

## Zweites Kapitel.

## Bemerkungen über die „ruhenden“ Kerne, Kernkörperchen. Centrosomota und die Chromatophilie aller Elemente.

Vollkommen „ruhende“ Kerne existieren kaum im eigentlichen Sinne des Wortes weder in tierischen noch in pflanzlichen Zellen. Es giebt nur Kerne, welche in sehr verschiedenartigen Stadien ihrer Thätigkeit, Stoffumsetzung, in sehr wechselnden Lebenszuständen sich finden und somit ein sehr variables Aussehen haben.

Diejenigen Kerne, welche aus nucleïn- oder chromatinarmen Substanzen bestehen und mit gut ausgebildeten Kernkörpern (Nucleolen) ausgestattet sind, die das Pyrenin und Nucleïn in sich enthalten, bezeichnen wir als „ruhende“, obschon vielleicht die Benennung „nüchterne“ Kerne ihnen besser zukäme.

Dagegen bezeichnet man die Kerne mit reichlich entwickelter Chromatinmasse, mit oder ohne Kernkörper, als solche, welche in ihren Vorbereitungsstadien zur Thätigkeit, namentlich zur Teilung begriffen sind.

Das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein des Kerngerüstes (des Linin), der Centrosomen oder Centrosphären, sowie der anderen noch zweifelhaften morphologischen und chemischen Bestandteile des Kernes haben zur Zeit keine Bedeutung für die angegebene Charakteristik.

Man glaubt, dass das Kerngerüst einen netzartigen oder schwammartigen Bau hat und eben aus dem „Linin“ (F. Schwarz) oder Plastin (Zacharias) besteht, in welchem die Chromatinkörnchen gleichmässig oder brockenähnlich auf- und eingelagert sind (das Chromatinliningerüst).

Was aber die Kernmembran anbetrifft, welche nach Za-

charias und Schwarz aus „Amphipyrenin“ bestehen soll, so kommt dieselbe bei weitem nicht allen Kernen zu [1] [2] [3].

Es sei hier noch bemerkt, dass einige Botaniker, z. B. Hieronymus (man vergleiche Cohns Beitr. zur Biologie der Pflanzen. Breslau 1892, pag. 461: „Beitr. zur Morphol. und Biologie der Algen“) in den Algen, namentlich in den Zellen der Phycochromaceen, einen „offenen Zellkern“ (Bütschlis „Zellkern“, „Centralkörper“) statt des geschlossenen Kernes der höheren Organismen annehmen. Zu der Charakteristik des offenen Kerns gehören unter anderen die sehr einfach und arm an Zahl in Reihen angeordneten grossen „Kyanophycinkörner“ (Borzis), welche eine Ähnlichkeit mit den Chromatinkörnern haben und gleich diesen die unten zu beschreibenden Fädenknäuel ausbilden können.

Von allen Zellenbestandteilen sind die Nucleolen bis jetzt am wenigsten berücksichtigt, teils wegen ihrer Kleinheit in manchen tierischen Zellen und wegen ihrer scheinbaren Unbedeutendheit, teils wegen ihres unkonstanten Vorkommens, dessen Ursache erst in den letzteren Tagen etwas aufgeklärt worden ist. Nach Oskar Hertwig sollen „Paranucleïn-“ oder „Pyreninkörner“, also die lang bekannten Kernkörperchen, in keinem Kern fehlen, doch ist ihre Rolle für die Lebensprozesse der Kerne noch unklar und viel weniger gut als die des Nucleïn erkannt (op. 4, pag. 36).

Im Zellenleibe einiger niederer Tiere (Protozoen), in den Nerven- und Epithelzellen, manchmal in den Knorpelzellen der anderen Tiere bis zu den Säugetieren und dem Menschen inklusive, am vorzüglichsten aber bei den Amphibienzellen, ferner in den Eizellen der Tiere und Pflanzen, sowie in mehreren anderen pflanzlichen Zellengattungen enthalten die Kerne besonders grosse Nucleolen, welche am reichsten mit Pyrenin versorgt sind.

[1] W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882, S. 100.

[2] Oskar Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892, S. 37.

[3] Zimmermann, Botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892, S. 132.

Um nunmehr zu meinem eigentlichen Thema überzugehen, erlaube ich mir, gestützt auf litterarische Studien und meine eigenen Beobachtungen, die Sätze auszusprechen, wie man, im allgemeinen betrachtend, den Bau des Kerns darstellen soll?

Zuerst sei hervorgehoben, dass man fast jeden pflanzlichen und vielleicht tierischen Kern aus folgenden fünf bis sechs Bestandteilen zusammengesetzt betrachten kann:

1. Eine innere verdichtete Schichte des Zellenplasma oder eine peripherische Randschichte des Kerns selbst, welche in dem grösseren Elemente entschieden als selbständige Kernmembran aufzufassen ist (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 2—12, Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 34, 35, 37, 48, 49–52 und andere, Taf. XXX/XXXI, Fig. 68 *a*, 69—73, 85, 86).

2. Ein Kerngerüst, welches die Lininfasern und Chromatinablagerungen ausmachen und in einigen Kernen ein wirkliches Netz bildet (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 11, 31, 32, Taf. XXX/XXXI, Fig. 68 *a*, 69, 70, 71, 73, 74, 77, 86).

3. Eine achromatische Kernkugel oder achromatische Höhle, welche in einigen Zellen von der chromatischen Masse mit dem Gerüste durchzogen wird, wodurch die Höhle nicht zur Ansicht kommt, in anderen Zellen liegen dagegen die Chromatinkörnchen nur peripherisch knapp der achromatischen Kugel an und umkreisen sie (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 33, 34, 35, 60, 61).

4. Ein Kernkörperchen (Nucleolus), welches seinerseits besteht:

a) aus einer peripherischen dickeren Pyrenin-Chromatinschale, innerhalb welcher b) ein Hohlräumchen, die sogenannte Vakuole, sich findet und c) ein bis jetzt noch kaum bekanntes, äusserst kleines, aber bedeutungsvolles Gebilde, welches in dieser Vakuole seinen Platz hat — das sogenannte Centrosoma, centrosomaler Körper (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 15, Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 61 *a* und 61 *b*, 63, 64,

Taf. XXX/XXXI, Fig. 68, 68 *a*, 75, 76). Den letzteren ganz kleinen Bestandteil der Kerne können wir auch, der Mannigfaltigkeit wegen, mit dem Namen Nucleololus bezeichnen.

Bei den von mir untersuchten Zellen verschiedener Tiere und Pflanzen fand ich ein stark entwickeltes Kerngerüst in dem Kerne der Eizellen von Lilium Martagon und anderen Liliaceen, welche Strasburger[1]), Guignard[2]), Overton[3]), Rosen[4]), Zimmermann[5])[6]) und andere ebenfalls untersucht haben.

Das Gerüst erscheint in dem ruhenden Kerne bald schwach entwickelt (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 11, Taf. XXX/XXXI, Fig. 71, 73), bald stark und trägt zwischen den Lininfasern ein oder mehrere Kernkörperchen (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 11 *b*, 12, Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 67, 68 *a*, 69, 70, 77). Die Lininfasern kamen mir zur Ansicht in dreierlei Form: Erstens, in manchen Kernen sind sie derbe, dicke, schnurartige Fasern, welche sich verflechten und untereinander verbinden; sie können ohne jede Spur von Chromatin sein (wirklich ruhende oder nüchterne Kerne), oder sie werden von Chromatinmasse durchdrungen und sind in diesem Falle leicht färbbar. —

---

[1]) Strasburger, a) Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880. b) Über den Teilungsvorgang der Zellkerne etc. Arch. für mikroskop. Anat., Bd. 21, S. 476. c) Die Controversen der indirekten Zellteilung. Dasselbe Arch., Bd. 23, S. 246.

[2]) Guignard, Nouvelles études sur la fecondation. Annales des sciences naturelles. Botanique. Bd. 14, 1893, S. 164.

[3]) Overton, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprod. bei Lilium Martagon. Festschrift z. Feier d. 50jähr. Dr.-Jub. von Naegeli und Kölliker. Zürich 1891. — Leider sind die Abbildungen in der Arbeit so unglücklich gezeichnet, dass man sie fast gar nicht benutzen kann.

[4]) Rosen, Beitr. zur Kenntnis der Pflanzenzellen. In den Beitr. zur Biologie der Pflanzen. Herausgeg. v. Cohn. Breslau 1892, S. 443. — Dem Aufsatze ist eine sehr gut ausgeführte Tafel mit farbigen Abbildungen beigelegt.

[5]) Zimmermann, Beitr. zur Morphol. und Physiol. der Pflanzen. Bd. II, 1, 1893.

[6]) Man vergl. auch „Die botanische Mikrotechnik". Tübingen 1892, S. 193 und folg.

Zweitens lagert sich die Chromatinmasse den Lininfasern brocken- oder körnchenartig auf, wobei sie die Verbindungsfäden frei lässt, weshalb die ersteren stärker, die letzteren viel schwächer gefärbt werden. — Drittens, die Gerüstfasern bilden ein relativ schwach entwickeltes Netz, welches nur aus einigen radienartig in dem Kern angeordneten und knotenartig verbundenen Fäden besteht, zwischen welchen ganze Konglomerate von Chromatinkörnern neben dem Kernkörperchen oder um dasselbe herum enthalten sind. Alle die angegebenen Kerne habe ich auf Taf. XXX/XXXI, Fig. 69, 70, 71, 73, 77, 86 abgebildet. Es scheint mir zudem, dass das netzartige Gerüst am vorzüglichsten in den reifen und zwar in solchen Kernen vorhanden ist, welche schon ein- oder zweimal sich geteilt haben, also in den Kernen der zweiten oder dritten Generation. — Von dem Plasma der Zellen, welches an den Figuren dieser Arbeit schön rosa-rot gezeichnet ist (Fig. 67, 68 *a*), wird später die Rede sein. Nunmehr lenke ich die Aufmerksamkeit auf die Frage: Über den Kernkörperbau und das Centrosoma.

Bei Durchmusterung der Abbildungen, an denen die Kerne ausreichend dargestellt sind, bemerken wir sofort, dass die Grösse und Zahl der Kernkörper wechselt.

Für gewöhnlich fand ich dieselben in den von mir für diese Arbeit untersuchten tierischen Zellen 1 bis 4 an Zahl, manchmal bis 10, dagegen in den pflanzlichen Zellen bis an 20, in einzelnen Kernen sogar 50.

Um den Bau der Elemente zu erkennen, muss man die grössten Kernkörperchen bei ganz starker Vergrösserung untersuchen.

Solche Kernkörper finden sich gut fixiert beispielsweise in den in Rede stehenden Schnitten von dem Wurzelgewebe der Vicia Faba und den Embryosäckchen der Liliaceaen, insbesondere in den Eizellenkernen (Taf. XXVIII/XXIX und Taf. XXX/XXXI). Auch in den erwähnten tierischen Zellkernen findet man ge-

nügend grosse Kernkörper (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 15 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, sowie die Fig. 3, 11 *b*, 12, 13, 20).

Die tierischen Nucleolen erscheinen, wie es am deutlichsten Fig. 15 *a—f* zeigt, in Form runder, ovoider, unregelmässig vieleckiger, bisweilen stern- oder strahlenartiger Körner, welche bald einfach, d. h. einzeln vorkommen, bald geteilt sind oder durch kleine Sprossen in Verbindung stehen. Fast jeder gut erkennbare Kernkörper enthält eine Höhle oder Vakuole, welche stets desto grössere Dimensionen hat, je grösser der Kernkörper selbst ist. Bei einigen Elementen bemerkt man in gelungenen Fällen einen äusserst kleinen Punkt innerhalb der Vakuole, welchen ich fernerhin für das noch in Entwickelung begriffene Centrosoma ansehen will (Fig. 15 *a* unten, *b* rechts, *c* wieder rechts).

An Längs- und Querschnitten der Viciawurzeln, namentlich an den von der Wurzelspitze entfernt liegenden Stellen nahe der Bohne selbst kommen lang ausgezogene Zellen vor, in welchen sich ruhende Kerne häufiger finden, als in den kürzeren Zellen nahe der Wurzelspitze und in dieser, in welcher das Lager (Keimlager) von Mastelementen mit reich an Chromatin versorgtem Kerne liegt. Man vergleiche hierüber die Teile *A* und *B* der Fig. 33 auf Taf. XXVIII/XXIX.

Die Zellen der ersteren Teile der Wurzel enthalten voluminöse, längliche Kerne ($\vartheta$) mit grossen, stark entwickelten Nucleolen ($\gamma$), welche ihrerseits von einem grösseren achromatischen Hofe ($\beta$) umgeben, oder in eine grössere achromatische Kugel eingelagert sind. Die Kernkörper sind für gewöhnlich so frappierend gross und erscheinen so gut gefärbt, dass man sie bei der ersten Betrachtung für die Kerne selbst halten könnte. Doch sind sie in der That nur die besonders gut ausgebildeten Kernkörperchen, umgeben von einer sehr stark entwickelten Chromatin-Pyreninschale oder Rinde, wie es auch an den Spitzenteilen der Wurzel ganz klar zu sehen ist (Fig. 33 *B*,

Fig. 60). Bei der Färbung erscheint eben die Schale stark tinktionsfähig und im Inneren findet man wieder eine kleine Vakuole ($\delta$ der Fig. 61 *a*) mit dem Centrosomalkörper ($\varepsilon$). An der eben angegebenen Figur 61 *a* sind alle Bestandteile bei starker Vergrösserung gezeichnet, namentlich die Chromatinauflagerung, welche, wie es an den Fig. 33 und 60 der Fall ist, knapp der achromatischen Kugel $\beta$ anliegt; innerhalb dieser die Chromatin-Pyreninschale oder die chromatische Kugel und wieder die Vakuole mit Centrosoma ($\delta$, $\varepsilon$) in der letzteren Kugel. An Figur 61 *b*, auf welche ich noch später zurückkomme, sieht man dasselbe Bild, noch besser an Fig. 63, wogegen an den Fig. 64, 65 und 82, trotz der starken Vergrösserung keine Centrosomate zu sehen sind.

Die letzt beschriebenen Figuren, von 33 *B* und 60 anfangend, gehören, wie gesagt, zu den Spitzenteilen der Viciawurzeln, wo die eben von mir dargelegte Kernstruktur sehr schön zu sehen ist. Doch in den von der Spitze entfernteren Stellen sind einige der Kernbestandteile besonders gross und klar, insbesondere die Chromatin- und Pyreninschalen der Kernkörper, weil sie in den „ruhenden" Kernen, wo die Bestandteile noch nicht für die Karyokinese verbraucht sind, stärker entwickelt erscheinen. Das heisst in den „ruhenden" Kernen sind die chromatischen Bestandteile der Kernkörper am stärksten angesammelt — ein Umstand, welcher darauf hinweist, dass sich hauptsächlich in den Kernkörpern die Stoffe konzentrieren, welche gleich den Chromatinkörnern der Kerne für die Karyokinese bestimmt sind.

Unter diesen Kernen bemerkt man sehr oft schon in Vorbereitungsstadien befindliche, in welchen sich gewöhnlich innerhalb der achromatischen Höhle, aber auch ausserhalb derselben reichliche Ablagerungen von Chromatinkörnchen erkennen lassen, sowie man auch hier und da einer Verwandlung derselben in die fadig differenzierte Mitose begegnet.

Wollen wir aber einen Schritt weiter gehen und uns wieder dem Spitzenteile nähern (Fig. 33 *B*), dann frappieren uns so kolossale Mengen der schönsten und in den allerverschiedensten Stadien befindlichen Mitosen, dass solche Wurzelteile und mithin die ganzen Viciaobjekte als vorzüglichste und demonstrativste karyokinetische Präparate anzusehen sind.

Ebenfalls sehr treffliche Objekte liefern in Bezug auf Mitosenentwickelung gut fixierte und gefärbte Wurzeln von Zea mais.

In einigen Beziehungen freilich stehen die Objekte von Zeawurzeln nach. Einmal haben nämlich die Wurzeln selbst, zuweilen schon sehr früh, die Neigung sich zu spalten und geben dann sehr unbrauchbare Quer- und Längsschnitte, sodann zeigen die zelligen Elemente trotz ihrer Grösse, Klarheit und Schönheit relativ kleine Kerne, mit kleinen Nucleolen, welche für die feine Untersuchung weniger geeignet sind als die grossen Zellenkerne der Vicia Faba.

Bemerkenswert ist auch, dass man in den beiden von mir untersuchten Wurzelarten, und zwar „unter den ganz gleichen Bedingungen", einmal fast überall in den Zellen die mitotischen Vorgänge findet, ein andermal aber nur einfach gebaute und sich teilende Kerne, wie es bei dem direkten, amitotischen Prozesse der Fall ist. Ich stelle also den Satz auf: Die Pflanzenzellen können sich ebenso wie die tierischen Elemente und sogar noch öfters als diese, sowohl indirekt (mitotisch), als auch direkt (amitotisch) vermehren.

Da ich weiterhin noch öfter auf die Frage über die indirekte Zellteilung zurückkommen werde, so erlaube ich mir nunmehr die Struktur der ruhenden Kerne und Kernkörperchen zu beschreiben. Im Jahre 1871 beschrieb Th. Eimer [1]) die Struktur der Zellenkerne in der Art, als bestünde der Kern „aus zwei

---

[1]) Th. Eimer, Zur Kenntnis vom Baue des Zellkerns. Arch. für mikroskop. Anat. Bd. 8, S. 142.

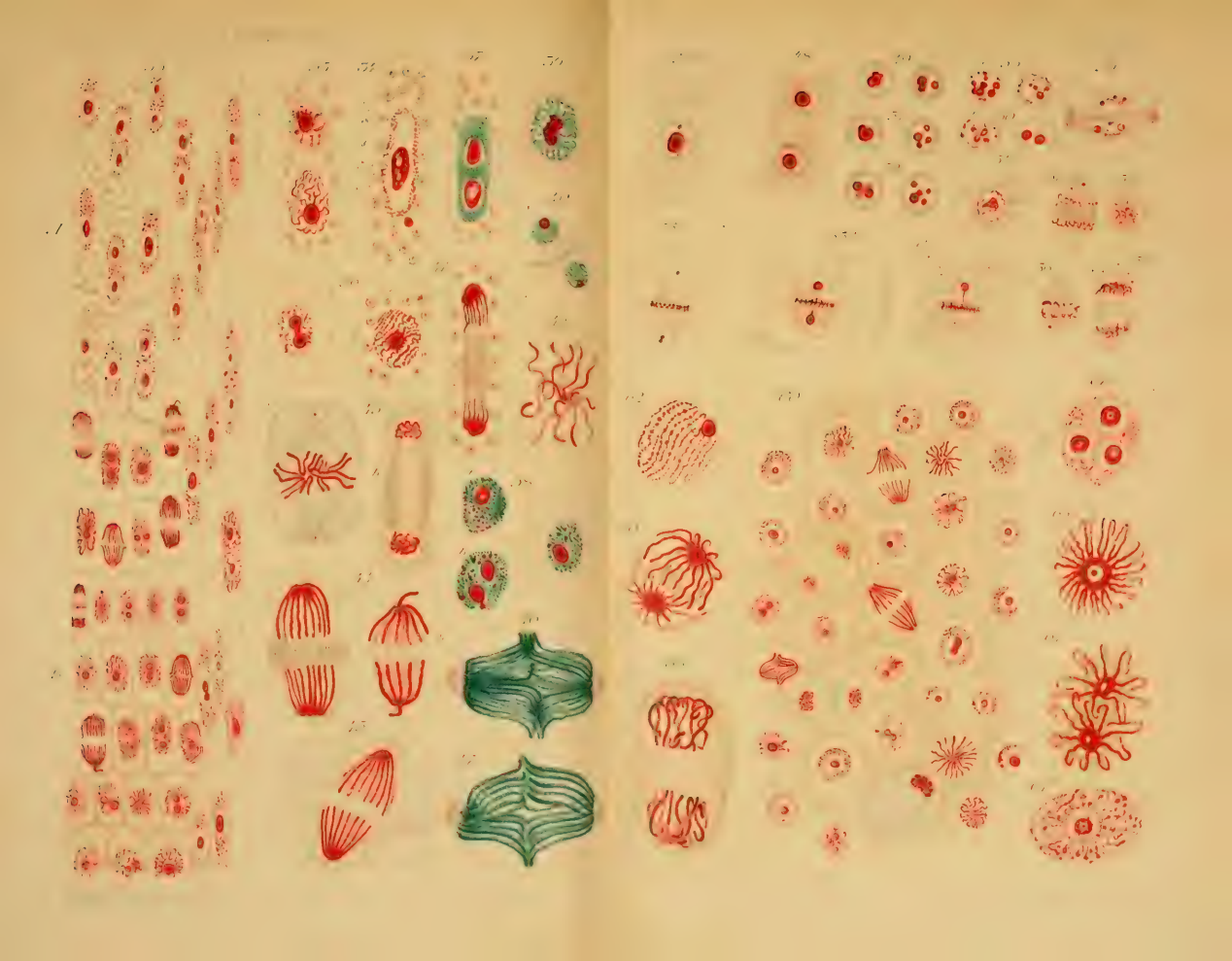
ineinander geschachtelten Schalen", zwischen welchen ein „Körnchenkreis" vorhanden ist. Die innere Kernschale Eimers können wir nun mit der achromatischen Kernhöhle vergleichen; der „Körnchenkreis" aber (welchen Eimer, gewiss fälschlich, als nervös gedeutet hat) entspricht einigermassen der jetzigen Chromatinkörnchenablagerung in dem Kerne. Und obschon die Sache nicht so einfach ist, so bemerkt man doch in der Auflagerung der Chromatinkörnchen knapp um die achromatische Höhle herum immerhin eine Ähnlichkeit mit den von Eimer beschriebenen Bildern. (Man vergleiche z. B. meine Fig. 34 auf Taf. XXVIII/XXIX und die Kerne der Fig. 60 auf derselben Tafel.)

Nicht weniger interessant ist noch, dass 20 Jahre später, nämlich 1893, Häcker bei Sida crystallina [1]) in den Blastodermazellen eines Wintereies ein Objekt gefunden hat, in welchen die Kerne eine Andeutung der Eimerschen Körnchenkreise erkennen lassen (Häckersche Abbildung 14, auf Taf. 20). Hier lagern sich die Körnchen nur zu excentrisch im Kerne ein.

Abgesehen von dieser Struktur will ich nun auf die anderen Umstände der Häckerschen Abbildungen hinweisen.

Es ist nämlich ein Bestandteil der Kernkörper, welcher, meiner Beobachtungen nach, eine Beziehung zur Abstammung der sogenannten Centrosomen hat. Nach Häcker sollen in den sich teilenden Zellen die beobachteten Gebilde, welche als Centrosoma bekannt sind, eine Bläschenform haben, mit stark tingierbarer Rinde und vollständig farbloser Mittelsubstanz. Das Centrosoma soll in einer tingierbaren Schichte, welche mit einem hellen Hof — Zone medulaire van Beneden (Boveris heller Hof) — umgeben ist, liegen, und von aussen her noch von den bekannten radiären Streifen umkreist werden. Vergleicht

[1]) Wol. Häcker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. für mikr. Anat., Bd. 42, S. 279 und Über die Bedeutung der Centrosomen. Ebendaselbst, S. 311.



man aber diese Beschreibung und Abbildung Häckers mit seinen Zeichnungen der Kernkörperchen derselben Sida, d. h. die Figur 1 und andere seiner Taf. 21 mit der Fig. 14 der Taf. 20, welche den Schnitt durch das Blastoderma darstellt, — so ist die Übereinstimmung so gross, dass man fragen muss, warum der Autor der so klaren Ähnlichkeit kein einziges Wort gewidmet hat. Ich habe aber in dem Anfange dieses Kapitels erwähnt und werde ferner zu erklären versuchen, dass zwischen dem Centrosoma, welches nach den bisherigen Angaben in dem Zellenprotoplasma liegen soll, und dem Kernkörperchen, welches von dem Protoplasma immer scharf getrennt ist, — also zwischen diesen scheinbar ganz unverwandten Gebilden doch eine generative Beziehung vorhanden ist — nämlich, dass das eine von dem anderen herstammt.

Über die Existenz des Centrosoma in dem Protoplasma der ruhenden Kerne äussern sich die Herren Karyokinetiker verschieden. Nach der Angabe mancher von ihnen sollen die Centrosomata immer in dem Zellenplasma, respektive Protoplasma zu finden sein. Über den positiven Nachweis der Centrosomata in den ruhenden Kernen finden wir Angaben bei Flemming[1]), Hermann[2]), Guignard[3]), Bürger[4]), M. Heidenhain[5]), Henneguy[6]) und vielleicht bei anderen, welche ich in dem

---

1) Flemming, Über Teilung und Kernformen der Leukocyten. Arch. ür mikroskop. Anat. Bd. 37, S. 685.

2) Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. S. 569. Ebendaselbst.

3) Guignard, S. d. op. Nr. 7.

4) Bürger, Über Attraktionssphären in den Zellkörpern. Anat. Anzeiger VI. Jahrg. 1891, S. 484.

5) M. Heidenhain, Über die Centralkörperchen und Attraktionssphären der Zellen. Ebendaselbst. S. 421. Über Kern und Protoplasma. Sonderabdruck aus d. Festschr. von Nägeli und Kölliker. V.

6) Henneguy, Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journal de l'anatomie XXVII, Ann. S. 347.

Augenblicke nicht besitze. Ob auch Häcker sie — während der Kernruhe — gesehen hat oder nicht, das geht aus seiner Mitteilung nicht mit Sicherheit hervor. Bei unserem berühmten Nestor der Histologie A. Kölliker finden wir in der sechsten Ausgabe seiner für uns ganz modern bearbeiteten „Gewebelehre" pag. 51—52 die „Attraktionssphäre" sogar bei Siredon, also in dem ruhenden Kerne der Tiere, welche alle die achromatischen Elemente viel schwerer, als andere Amphibien zeigen. An den Abbildungen 34, 35, 36 Köllikers sind die Centrosphären gefärbt abgebildet, aber sie haben so grosse Dimensionen, wie ich trotz tausender von mir gemachten Präparate von Axolotlen mit stark und schwarz gefärbten Kernteilen und Protoplasmasubstanzen nicht ein einziges Mal gesehen habe. Und da doch meine Präparate die Centrosomata zeigen, so muss ich diesen Wiederspruch, gestützt auf meine Beobachtungen, derart erklären, dass die von Kölliker abgebildeten Centrosphären, der Grösse und Lage nach, eine Beziehung zu den Kernkörpern haben und wahrscheinlich nichts anderes darstellen als eben die ausgewanderten Kernkörper oder die centrosomalen Kernkörperchenteile.

Bekanntlich setzen schon O. Hertwig[1]) und Hansemann[2]) voraus, dass das Centrosoma während der vollkommenen Ruhe der Zelle innerhalb des Kernes liegt und dass sein Austreten aus diesem den ersten Schritt zur Karyokinese bildet. Der erstere Autor sagt auf pag. 146 seines Buches, betreffs der Polkörperchen: „Was die beiden Pole anbetrifft, so erscheinen dieselben früh am bläschenförmigen Kern zu einer Zeit, wo seine Membran noch nicht aufgelöst ist und zwar in dem an die letztere unmittelbar angrenzenden Proto-

[1]) O. Hertwig, S. d. oben sub. Nr. 4.

[2]) Hansemann, Über Centrosoma und Attraktionssphären. Anatom. Anzeiger Bd. 8.

plasma. Sie liegen zu dieser Zeit dicht beieinander und bestehen aus zwei ausserordentlich kleinen Kügelchen einer schwer färbbaren Substanz, die vielleicht von Substanzteilen des Nucleolus abstammt. Die Kügelchen sind die schon früher beschriebenen Pol- oder Centralkörperchen (Corposcules polaires, Centrosomen)."

Zimmermann (l. cit.), der, wie wir gesehen haben, an seinen Präparaten nirgends das Centrosoma abbildet, spricht doch entschieden von der Möglichkeit und sogar Notwendigkeit des Auswanderns der Nucleolen während der Karyokinese.

Somit ist klar, dass, trotz der entgegengesetzten Meinungen anderer Bearbeiter der Karyokinese bis zu den neueren von ihnen, wie z. B. Lustig und Galeotti[1]) doch bereits in der Litteratur die Theorie vorliegt, welche voraussetzt, dass die Centrosomata Gebilde darstellen, die zur Zeit der Mitosenvorbereitung von den Kernkörperchen abstammen.

In wieweit die Theorie dem Faktischen entspricht und in wieweit man die Sache direkt unter dem Auge bestätigen und verfolgen kann, — dies werden wir später sehen. Zuerst müssen die Benennungen klargestellt werden.

Ich gestatte mir die bekannte Benennung Van Benedens „Sphères attractives", die Attraktionssphäre" zu verlassen, da man während der karyokinetischen Vorgänge vielleicht ebenso gut von „Attraktionskräften", wie von „Retraktionserscheinungen" reden kann.

Will man aber die Strasburger-Flemmingschen Benennungen gebrauchen, dann könnte man statt der „Sphères attractives", die „Astrosphäre" annehmen. Innerhalb dieser lokalisieren wir „Centralkörper" oder „Centrosoma".

---

[1]) Lustig und Galeotti, Cytodologische Studien über pathologische menschliche Gewebe. Zieglers Beitr. zur pathol. Anat. Bd. 14, II, S. 229.

Demzufolge denke ich ferner:

1. Die Astrosphären sind vorübergehende, unkonstant zu beobachtende Erscheinungen, welche nur in dem Zellenplasma, respektive Protoplasma vorhanden sind und ganz und gar nur in demselben Zellensubstrat sich entwickeln.

2. Die innerhalb der Astrosphären liegenden Centrosomen, welche mehrere Beobachter auch im Zellenplasma gesehen haben und die von dem Zellenplasma abstammen sollen, — haben einen anderen Ursprung: sie sind wahrscheinlich Teile von Kernkörperchen und wandern zur Zeit der Karyokinese von den Kernelementen aus.

3. Im Zustande der vollkommenen Zell-Kernruhe haben die Centrosomata ihre Lage innerhalb der Kernkörperchen und sind hier für gewöhnlich durch die Chromatin-Pyrenin-schale so gut dem Auge verborgen, dass es öfters scheint, als existierten sie überhaupt nicht. Um Wiederholungen möglichst zu vermeiden, werde ich den ersten und zweiten Satz im IV. Kapitel auseinandersetzen.

Zuerst also ist zu erklären: die Lage der Centrosoma in den ruhenden Kernen.

Selbstverständlich eignen sich für solch feinere Untersuchungen am besten die grösseren, sehr gut entwickelten Kerne. In ersterer Linie muss man zur Beobachtung die tierischen Eier wählen, wo man die sogenannten „Polarkörperchen“ oder Polzellen als die Eicentrosomen auffassen kann. Ihr Heraustreten aus dem Eiprotoplasma sowohl in den geschlechtlichen, als auch in den parthenogenetischen Eiern und ihre Beziehung zu den Schicksalen des Eikerns (Vesicula germinativa) spricht sehr dafür, dass der Vorgang in den tierischen Eiern vielleicht denselben Weg geht, welcher in den Gewebszellen eingeschlagen wird. Leider habe ich augenblicklich kein ausreichendes Material, um diese Frage zu prüfen. Ich muss mich zur Zeit auf die hier vorliegenden Themata beschränken. Ich meine sogar, dass in weniger zusammengesetzten Zellen, wie es die Gewebszellen sind, die

Verfolgung der Fragen über Lage, Form, gegenseitige Beziehung der Centrosomen etc. am praktischsten ist. Nur muss man, wie gesagt, ganz grosse Kerne zur Verfügung haben.

Die Kerne der pflanzlichen Eizellen leisten in dieser Hinsicht beste Dienste (Taf. XXX/XXXI, Fig. 68*a*, (sowie auch 67), 70, 75, 76). Sehr gute Resultate geben die grösseren Kerne von Wurzeln der Vicia Faba und Zea mais (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 37, 61*a*. 61*b*, 63). Alle Elemente müssen stark gefärbt sein. Betrachtet man solche Kerne an guten Schnitten, so überzeugt man sich deutlich, dass jeder Kern in seiner achromatischen Kugel, oder in seiner achromatischen Höhle den grossen Kernkörper enthält, welcher fast zu $^3/_4$ seiner Dicke aus der stark gefärbten Chromatin-Pyreninschale oder Rinde besteht.

Die Rindensubstanz scheint öfters ganz homogen, strukturlos, glänzend, sehr stark lichtbrechend. Senkt man den Beleuchtungsapparat möglichst tief, dann sieht man bei starkem Lichte und verengerter Irisblende die Kernkörperchenrinde gänzlich schwarz, inmitten derselben aber ein rundliches, glänzend-leuchtendes Pünktchen, welches als freies Löchelchen oder Öffnung erscheint (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 38*a*, *b*, Fig. 64, Taf. XXVI/XXVII, Fig. 3, 11*b*, zwei Kernkörperchen rechts). Dies ist die Kernkörperchenvakuole oder die zweite Höhle innerhalb des Kernes, welche besonders scharf und klar erscheint, wenn sie gross und frei von einem centrosomalen Körper ist.

Manchmal konnte ich bei der Anwendung von Reicherts Semiapochromat $^1/_{18}$ in der Rindenschichte eine Körnelung, oder noch feinere Vakuolisierung und dazwischen eine (wohl künstlich hervorgerufene) Netzstruktur erkennen, welche an das von Zacharias[1]) beschriebene, aus Plastin gebildete Nucleolus-Gerüst

[1]) Zacharias, Über die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Botanische Zeitung 1881, S. 169, 1882, S. 611.

erinnerte. Normal scheint es, dass die Nucleolusrinde vollkommen homogen ist und aus einer stark verdichteten chromatischen Masse besteht. Die von Fr. Leydig in seiner Arbeit „Zelle und Gewebe", Bonn 1883—1885, beschriebenen netzartigen Strukturen habe ich an Nucleolen der von mir untersuchten Zellkerne nie beobachtet. Durch Fuchsin, Safranin, Gentiana- und Dahlialösung, mittelst Methylenblau, Methyl-, Jod- und Lichtgrün, sowie mittelst karminsauerem Ammoniak, Hämatoxylin, Hämatein und mittelst vieler anderer Farbstoffe — färbt sich die Nucleolusrinde stärker als alle anderen Kern- und Kernkörperbestandteile. Daher das frappierende Aussehen der Kernkörper, wenn sie gut konserviert sind. Nach der Konservierung tritt die Nucleolusrinde auch ohne Tinktionsmittel gut hervor, wenn meine im methodologischen Teile dieser Arbeit sub. Nr. 13 beschriebene Lösung gebraucht wurde. Auch nach Fixierung in Flemmingscher oder Hermannscher Flüssigkeit wird die Rinde schön sichtbar — und erscheint in allen Fällen als homogene, glänzende, kaum gelbliche oder braune, sehr oft graue Schale mit einer vollkommen hellen Höhle in der Mitte.

Sind aber innerhalb der Höhle oder Vakuole ein oder zwei Centrosomen vorhanden, so wird dieselbe weniger klar und glänzend, man sieht sofort, dass in der Höhle etwas liegt. Und in der That findet sich fast in jedem Präparat ein oder der andere Kern vor, innerhalb dessen Kernkörperchen ein ganz kleines Corpusculum sich entdecken lässt (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 37, 61*a*, *E*, 61*b*).

Dieses Corpusculum, „Centrosoma", welches ich auch „Primitivzellenkorn" oder „Primitivkörperchen", „Nucleololus" nennen kann (man vergleiche weiter unten die Benennung von Kosinski), zeichnet sich hauptsächlich dadurch aus, dass es sehr wenig färbbar ist — ein Umstand, welchen

alle die Autoren für die Gebilde, die sie als Centrosomata ansprechen, einmütig hervorheben [1]).

An den meisten Kernkörpern sind die Centrosomata vollkommen rundliche Körnchen, in einzelnen Fällen ovale, für die jetzigen optischen Hülfsmittel ganz homogene und schwach lichtbrechende, kompakte Elemente. In vollkommen ruhenden Kernen bleiben die Centrosomata stets innerhalb derselben, dagegen finden sie sich nach Eintritt der Mitose ausserhalb derselben. Manchmal kann man das Gesagte genügend überzeugend verfolgen, meist aber ist der Beweis der generativen Beziehungen zwischen beiden Gebilden, d. h. dass sie ein und dasselbe Ding darstellen, nur in verschiedenen Stadien an verschiedenen Stellen liegen, wenig leicht zu liefern. Ich will hierüber auf einige neuere Arbeiten über die tierischen Sexualzellen hinweisen.

An den Abbildungen von Rath [2]), Sexualzellen von Salamandra macul., und von Brauer [3]), parthenogenetische Eier von Artemia salina — finden wir Zellen, die während der Karyokinese und der Zellteilung selbst evidenter Weise die Centrosomen, und zwar ausserhalb des Kerns, in dem Zellenprotoplasma zeigen, aber nie Kernkörperchen (innerhalb der Kerne). Es fragt sich nun: was mit den Kernkörpern innerhalb der Kerne geschehen ist und weshalb im Zellenprotoplasma die Centrosomata erscheinen? Wir werden auch später, bei Besprechung der Karyokinese in den Gewebszellen, überall die Thatsache finden, dass zu der Zeit der Mitosenvorbereitung die Kernkörperchen in den Kernen verschwinden — eine Thatsache,

---

[1]) Auf den Tafeln M. Heidenhains (op. cit. Nr 18), wo die schönsten Bilder der Leukocytenstruktur dargelegt sind, finden sich analoge Bildungen meiner Ansicht nach zu schematisch abgebildet, d. h. die Centrosomata sind zu rot gezeichnet.

[2]) Rath, Beitr. zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 57, S. 97.

[3]) Brauer, Zur Kenntn. der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. für mikr. Anat. Bd. 43, S. 162.

welche ebenfalls von mehreren Untersuchern anerkannt ist. Was bedeuten also die rätselhaften Gebilde — die früheren Kernkörperchen und die nunmehrigen Centrosomen? Warum kommen so oft Fälle zur Beobachtung, in welchen man die sogenannten „Polkörperchen", „Centrosomata" u. dgl. gerade zu der Zeit ausserhalb der Kerne antrifft, wo die Kernkörper innerhalb der Kerne verschwinden?

Wenn ich auf meine pflanzlichen Objekte verweise, wo in den ruhenden Kernen wirkliche Kernkörper noch vorhanden sind (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 55 *a*, *c*, *d*, Taf. XXX/XXXI, Fig. 86), so sind auch während der Zeit die richtigen Kernkörper noch gross genug (Fig. 55 *a*, man vergleiche auch die Fig. 55 *b*), um mit dem centrosomalen Teile derselben nicht verwechselt zu werden und andererseits bemerkt man in dem Zellenprotoplasma während der Kernruhe nur die strahlige Anordnung seiner Körnchen, das Centrosoma aber erscheint erst später in demselben, nämlich zur Zeit der Spirembildung (Fig. 87), wo aber in den Kernen manchmal schon keine Spur mehr vom Kernkörper zu sehen ist. In der Abhandlung von Guignard (op. cit. Nr. 7) finde ich jedoch die Centrosomata ausserhalb der Kerne und zu gleicher Zeit die Kernkörper (leider ganz einfach skizziert) innerhalb der letzteren Elemente, aber in mehreren anderen seiner Abbildungen (50—56, 60 u. dgl.), wo die Centrosomata in voller Thätigkeit sind, entdeckt man keine Spur von Kernkörpern in den Kernregionen, keine Andeutung dieser Elemente zwischen den Chromatinfasern. Es ist dabei nicht erklärlich, warum auf den Guignardschen Abbildungen die Kernkörper keine Struktur zeigen, ausser einer einfachen Punktierung, die offenbar nur der lithographischen Technik zuzuschreiben ist. Ich übersehe es nicht, dass einige neuere Autoren positive Gegner der Annahme von der Abstammung des Centrosoma vom Kernkörper sind. So z. B. Galeotti und Lustig (op.

cit. Nr. 22) auf S. 384, dass ein direkter Nachweis des Centrosoma innerhalb des Kerns wohl nicht möglich sei, weil es sich leicht unter der chromatischen Masse verbirgt. Doch bin ich so glücklich gewesen, die Centrosomata nicht nur innerhalb des Kernes, sondern inmitten des Kernkörpers gesehen zu haben, wobei sie durch keine Bestandteile des Kerns verborgen waren, obwohl ich vollkommen mit den Autoren übereinstimme, wenn sie schreiben, dass die Untersuchung der in Rede stehenden Frage mehr als schwierig ist.

Nach der Angabe von Lustig und Galeotti „ist ferner die Kernmembran, so lange die Karyokinese nicht weit vorgerückt ist, vollkommen unversehrt und dicht," so dass es ihnen scheint, „sie könne dem Centrosoma und der Attraktionssphäre den Austritt nicht erlauben" (l. c. pag. 229). Endlich haben beide Autoren, „so oft" sie „die Beobachtung wiederholten, niemals diesen Übergang aus dem Nucleolus in das Cytoplasma beobachten können". Auch ich sah nie direkt unter dem Auge die Wanderung und den Austritt der Kernkörper in das Cytoplasma, doch erhielt ich Bilder, welche wohl zu Gunsten meiner Voraussetzung sprechen. (S. d. weiter und d. Kapit. IV.)

Die Beschreibung der Kernkörper und ihrer Beziehungen zu den Centrosomabildungen beruht hauptsächlich auf meinen Beobachtungen der pflanzlichen Kerne. Wenn ich sie mit denen der tierischen Zellen parallelisiere, so ist dies nach eigenen, wie auch nach den Untersuchungen anderer Beobachter erlaubt, welche keine prinzipiellen Unterschiede betreffs des Baues zwischen beiden Kernarten fanden.

In den tierischen Zellen konnte ich ebenfalls die Centrosomata innerhalb der Kerne wahrnehmen, wo sie wahrscheinlich von den Kernkörperchen aus erscheinen. In diesen letzteren unterscheidet man, wenn sie erst gross genug sind, dieselben Struktureigentümlichkeiten, wie in den pflanzlichen;

wegen der Kleinheit der Elemente ist aber bei den Tieren das weiteste Feld für die Kontroverse eröffnet.

Die Pyrenin-Chromatinschale oder die stark färbbare Rinde existiert auch in den tierischen Kernkörpern. Innerhalb der Schale bemerkt man sehr oft eine kleine Höhle oder Vakuole mit einem kaum wahrnehmbaren Punkt in der Mitte derselben. Dass dieser Punkt ein körperliches Gebilde ist, beweisen mehrere Thatsachen, hauptsächlich die offenbare Ähnlichkeit zwischen dem Gebilde und jenen Elementen, welche, sobald sie in dem Protoplasma zu entdecken sind, von Allen als Centrosomata anerkannt werden.

Es sei hier noch gesprochen über die chromatischen Bestandteile der Kerne im Verhältnis zu den färbbaren Rindenteilen der Kernkörper.

Wenn einige Autoren den scharfen chemischen Unterschied zwischen der nucleären und nucleär-chromatischen Masse hervorheben, so beruht deren Meinung weniger auf richtigen chemischen Reaktionen beider Substanzen, als vielmehr auf den Färbungsverschiedenheiten derselben, auf welche zuerst Ogata hingedeutet hat [1]). Nach den Angaben von Klein [2]), Retzius [3]), und gewissermassen von Flemming [4]) sollen die Kernkörper bald verdickte Stellen der Kerngerüstfäden sein, bald sollen sie Bildungen darstellen, welche in Verbindung mit jenen Fasern sind. Pfitzner [5]) äussert sich über die Nucleolen dahin, dass sie in keiner Verbindung mit dem Chromatingerüst stehen und

[1]) Ogata, Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Secretion. Arch. für Anat., physiol. Abt. 1883, S. 405.

[2]) Klein, Observat. on cells and nuclei. Quartl. Journ. of micr. Sc. 1878. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1879.

[3]) S. Retzius, Zur Kenntnis vom Bau des Zellkerns. Biologische Untersuchungen 1881, S. 135.

[4]) Man vergl. op. 3, S. 142 und Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37, S. 685.

[5]) Pfitzner, Zur Kenntn. der Kernteilung bei den Protozoen (Taf. 26). Morpholog. Jahrbuch Bd. 11, S. 54. Man vergl. auch Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22, S. 620.

ganz frei in den Maschen desselben liegen. Sie sollen, nach Pfitzner, „wesentlich verschieden" vom Chromatin sein, doch entständen sie im direkten Anschluss an die Chromatinfigur (op. cit. pag. 462). Nach Zacharias[1]) sollen die Nucleolen des Chromatins (Nucleïns) entbehren und „Plastin" enthalten, dagegen entdeckt man nach Carnoys und auch meinen mikroskopischen Untersuchungen der Kernkörper bei manchen mikrochemischen Reaktionen und nach Anwendung mehrerer Farbstoffe und Fixierungsmittel keine wesentlichen Unterschiede zwischen den färbbaren Teilen der Nucleolen und gewissen Ablagerungen von Chromatin oder Nucleïn innerhalb der Kerne.

Bei Zimmermann[2]) finden wir aber gesagt „die sicherste Unterscheidung zwischen Chromatinkugeln und Nucleolen ist wohl zur Zeit mit Hilfe der Hermann-Flemmingschen Safranin-Gentianaviolett-Methoden zu erlangen, die namentlich bei der Fixierung mit Chromosmiumessigsäure oder Platinchloridosmiumessigsäure eine schöne rote Färbung der Nucleolen und eine violettblaue der Chromatinkugeln bewirken."

In einer anderen Arbeit[3]) Zimmermanns, nach der Färbung der pflanzlichen Zellen mittelst Jodgrün und Fuchsin, betont wieder der Autor, wie Guignard nach der Anwendung von Methylgrün und Fuchsin — die rote Tinktion der Nucleolen und die blaue der Chromatinkörner. Inzwischen gelangen bei der Anwendung verschiedener Farbstoffe Auerbach[4]) und Rosen[5]) zu dem Resultate, dass man

1) Zacharias, Über die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Botan. Zeit. 1881, 1882.

2) Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892, S. 186, § 336. Fast aber keine andere chemische Reaktionen für die Nuclearsubstanz.

3) S. d. sub. Nr. 10.

4) Auerbach, Zur Kenntn. der tierischen Zellen. Sitzungsber. der Berlin. Akademie 1890, S. 737.

5) F. Rosen, Über tinktionelle Differenz verschiedener Kernbestandteile und der Sexualkerne. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Breslau 1892, S. 443.

in den Kernen zweierlei Kernkörper unterscheiden müsse: die erythrophilen oder die „Eunucleolen“ (Rosen) und kyanophile (resp. cyanophile), oder die „Pseudonucleolen“ (Rosen). Die ersteren sollen mittelst Eosin, Fuchsin, Aurantia, Karmin, Pikrokarmin etc. sich rot färben, die andern dagegen blau oder grün mittelst Hämatoxylin, Anilinblau, Methylgrün, Jodgrün u. s. f., wie die Chromatinkörner nach Guignard und Zimmermann.

Die erythrophilen (roten) Nucleolen oder die Eunucleolen sind nach Rosen von einem Hof umgeben und stellen vakuolenartige Hohlräume innerhalb einer homogenen Substanz dar. Nach der Angabe Auerbachs, der in den Kernkörpern auch die Vakuolen fand, sind sie gross, haben eine centrale Lage und sind widerstandsfähig gegen Chlornatriumlösung. Die kyanophilen (blauen) oder die Pseudonucleolen Rosens „sind weiter nichts als besonders selbständig ausgebildete Bestandteile des chromatischen Kerngerüstes und wie dies und sein Produkt, die Kernfäden, kyanophil (op. cit. pag. 449). Auerbach charakterisiert diese Nucleolen als ziemlich gleich grosse und in relativ grosser Zahl vorhandene Körner, welche wandständig sind und in Chlornatrium- sowie in Chromsäureammoniaklösungen sich lösen. Die Unterschiede zwischen beiderlei Nucleolen sind durch die Beobachtungen genannter Autoren so weit festgestellt, dass sie gar nicht zu verwechseln sind und nach dem Fixieren in Chromsäure-Platinchlorid Merkels und Färbung durch Säurefuchsin-Methylenblau treten sie ganz scharf hervor. Ferner sollen nach den Angaben Auerbachs [1]), welchen sich Zimmermann anschliesst, die erytrophilen Nucleolen, sowie die Kerne selbst als „weibliche“, oder „vegetative“ Gebilde funktionieren, während die kyano-

[1]) Auerbach, Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen etc. Sitzungsber. der Berlin. Akademie 1891, Nr. 35.

philen Nucleolen und Nuclei, sowie alle die Abkömmlinge derselben als „männliche“ oder „generative“ anzusehen sind. Bemerkenswert ist auch, dass nach dem Färbungsverfahren Auerbachs sogar solche Elemente, wie die Spermien (Samenfäden), aus zwei Substanzen zusammengesetzt erscheinen: dem ganz kyanophilen Kopfe und dem erythrophilen Faden samt dem Mittelstück. Auch das Keimbläschen und in hohem Masse seine Nucleoli, sowie die Dotterkörnchen sind erytrophiler Natur.

Vollkommen im Widerspruch mit dem angegebenen Befunde stehen die bekannten Untersuchungen von Hermann, welche nach Safranin-Gentianaviolettfärbung mit den Spermatocysten der Salamandra macul. angestellt wurden. Nach ihm färben sich, wie es die sehr richtigen und schönen Abbildungen des Autors zeigen, die Kopfteile der Samenfäden fast in ganzer Ausdehnung (exklusive der fädigen Spitze) deutlich rot, sind also „erytrophil“, wogegen die Mittelstücke und Schwanzteile der Spermien blau-violette Färbung zeigen, d. h. „kyanophil“ sind. Mit anderen Worten: wir sehen aus den angegebenen Beispielen, dass die gleichen anatomisch-physiologischen Bestandteile bald „kyanophil“, bald „erythrophil“ sind, je nach dem Farbstoffe, welcher zur Färbung angewandt ist. Das heisst: die Benennungen „kyanophil“ und „erytrophil“ haben keine Bedeutung und sind vielleicht umsonst in die Wissenschaft eingeführt.

Wenn wir aber bei den Benennungen bleiben wollen und uns wieder zu den Arbeiten von Rosen (l. c.), Auerbach (l. c.), Zimmermann und anderer wenden, haben wir uns noch zu erinnern, dass nach den Beobachtungen dieser Autoren gewisse Kerne nebst den Nucleolen erythrophil sind, dagegen die anderen

1) Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 34, S. 58.

Kerne, die Pseudonucleolen und Chromatinkörner als kyanophil erscheinen. Ich kann dies nur einfach bestätigen, ohne aber physiologische Folgerungen daraus ziehen zu wollen. Dasselbe gilt auch für die weiterhin zu besprechenden Untersuchungen Kosinskis und anderer.

Meine Abbildungen (auf Taf. XXVIII/XXIX) 37, 38, 39, 40, 46, 47 und (auf Taf. XXX/XXXI) 78, 80, 81 zeigen ganz evident die Eunucleolen Rosens und die von denselben abgeteilten Körnchen „erytrophil", dagegen die Chromatinkörnchen und die Chromatinfäden „kyanophil" (teils grüne, teils violette Färbung). Und doch erscheinen an den Fig. 41 und 42, sowie an allen anderen der Taf. XXVIII/XXIX und XXX/XXXI, deren Objekte nur roten Tinktionen unterworfen wurden, wie die Abbildungen von Flemming und mehreren übrigen Bearbeitern der Karyokinese — erscheinen an allen diesen Figuren die „kyanophilen" Teile stark erytrophil, oder mit einer Andeutung an die Kyanophilie (Fig. 41, 42, die Aussenteile der Chromatinfäden). Die rubinrote Färbung der „kyanophilen" Fäden der pflanzlichen Zellen spricht also ebenso gegen die Rosenschen Behauptungen über diesen Gegenstand, wie die Rosafärbung der oben angegebenen tierischen Samenköpfe nach Hermann, gegen die Auerbachsche Meinung über die kyanophile Natur derselben Spermienteile.

Ferner sollen die Eikerne, sowie alle die Kerne des Embryosackes nach der Angabe von Rosen erythrophil sein, ebenso das Cytoplasma. (Nach Auerbach färbt sich das tierische Eiplasma bald blau, bald rot, erscheint also „amphichromatisch".) Meine Figuren des Embryosackes, welche doppelt (mittelst Rhodamin und Lichtgrün) gefärbten Schnitten entnommen sind (Taf. XXX/XXXI, Fig. 67, 68 *a*), zeigen dem allen gegenüber die Kerne der Samenknospen und des Wandbelegs, sowie die Kerne der Eizellen kyanophil und nur das Cytoplasma der letzteren sowie die Amyloidkörnchen erscheinen rot, d. h. erythrophil.

Bemerkenswert ist hier die konstante rote Färbung der Amyloidkörperchen, gleich den stark rot färbbaren (mittelst Erythrofarbstoffen) tierischen Körnchen, die im dritten Kapitel unter dem Namen der Dotterkörner zu besprechen sind. Andererseits fällt an der Fig. 67 auch die tiefe violette Färbung der Kerne des Wandbelegs auf, welche von der Nachfärbung mit Methylenblau herrührt, wir haben somit hier eher eine Triple- wie die Doppelfärbung fixiert [1]).

Es ist also als bewiesen anzusehen, dass, zur Zeit wenigstens, unleugbar richtige Folgerungen über die Eigenschaften der Kernbestandteile auf Grund der Anwendung zusammengesetzter Farbstoffe ganz unmöglich gemacht werden können.

Ursachen der Vervielfältigung von Kernkörperchen und Beziehung derselben zu dem Kerngerüste. Ferneres über Centrosoma, Kernmembran und Zellsubstanz. Am Anfange des Kapitels wurde der grossen Zahl der Kernkörper Erwähnung gethan — eine Thatsache, welche bis jetzt noch nicht erklärt wurde. Warum und wann nehmen die Elemente an Zahl zu, zeigen sogar in einigen Fällen eine so bedeutende Vermehrung, dass die Zählung derselben einigermassen schwierig ist, das ist eine Frage, welche in der Litteratur der Karyokinese sehr mannigfaltig beantwortet wurde. Nach den Angaben der Autoren sollen sich während des Teilungsvorgangs die körperlichen Elemente innerhalb der Kerne oder im Cytoplasma auflösen, um nach der Metakinese wieder in dem Tochterkerne aufzutreten. In beiden Fällen müssen sich die Kernkörper spontan aus unbekanntem Bildungsmateriale aufs neue entwickeln — nach Strasburger aus der an der Kernoberfläche angesammelten „homogenen Substanz“ (Paranucleoli von Strasburger). Zimmermann dagegen, welcher in seinen Beiträgen (l. c.) die angegebenen Beobachtungen von

[1]) Die Triplefärbung kann man auch mit anderen Farbstoffen erhalten, leider sind die einzelnen Farbentöne nur selten genügend rein.

Strasburger citiert, spricht eine andere Ansicht aus. Er meint, gestützt auf eigene und die Untersuchungen Strasburgers, der bei den Amaryliden in den Spiremstadien den Zerfall der Kernkörperchen und die Auswanderung derselben im Cytoplasma beschrieben hatte, — dass die Kernkörperchen während aller Stadien der Karyokinese persistieren. Zwar findet er sowohl den Zerfall als auch die Auswanderung der Kernkörper, sogar massenhaft, in das Cytoplasma hinein, nach Zimmermann sollen aber die Elemente „später wieder in die Tochterkerne hineinwandern und dann wieder zu den grossen Nucleolen verschmelzen" (pag. 31). — Den Satz „Omnis nucleolus e nucleolo" stellt der Autor an die Seite des Flemmingschen Satzes „Omnis nucleus e nucleo" — entgegen der Meinung Strasburgers über die Möglichkeit der spontanen Entwickelung der Kernkörper aus „unbekanntem Bildungsmateriale". Für die Entscheidung solch schwieriger Frage muss man es vermeiden, tendenziös zu sein. Und wenn ferner „omnis cellula" oder auch „omnis nucleus" wirklich aus „cellula" und „nucleo" sich entwickeln, so folgt daraus nicht mit Notwendigkeit, dass auch für die Nucleoli und die anderen Granula bis zu den physischen Molekülen inklusive ein und dasselbe Gesetz gilt.

Bezüglich der Nucleolen liegt die Sache, so viel ich gesehen habe, gar nicht so einfach, wie man auf Grund der scheinbar einfachsten Struktur der Elemente glauben könnte.

Meine Beobachtungen führen mich zu dem Ergebnisse, dass die Kernkörper nicht zu jeder Zeit des Zellenlebens persistieren, dass ihr Verschwinden während der Karyokinese keinem Zweifel unterliegt und dass dies in innigem Zusammenhang mit dem Erscheinen des Centrosoma steht. Nach meinen Erfahrungen vollzieht sich in vollkommen ruhenden Kernen der tierischen und pflanzlichen Zellen die Vergrösserung der Anzahl der Kernkörperchen in der Weise, dass sich die Elemente

teilen und zwar amitotisch teilen, ähnlich den mehr zusammengesetzten Kernen, die den amitotischen Prozess durchmachen (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 3, 15 *b*, *d*, Fig. 34, 36 *a*). Nach Ablauf der direkten Teilung erscheinen nun die so oft bei den Larven beobachteten, mit zwei Kernkörperchen versehenen Zellkerne, in denen geteilte Nucleoli nicht selten zugespitzte Enden haben (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 3) — als eine Andeutung der ausdehnenden Kräfte, die den amitotischen Teilungsprozess begleiteten [1]). Manchmal bemerkt man während der einfacheren Teilung an den zerschnürten, bikonkaven Kernkörpern einen kaum gefärbten Verbindungsstiel, der ziemlich dick und, wie es scheint, strukturlos ist. (Man vergleiche Taf. XXVI/XXVII, Fig. 11 *b*, der Kernkörper links unten.)

Wie sich die innerhalb der Kernkörperchen liegenden centrosomalen Körperchen bei der Nucleolarteilung verhalten, weiss ich zur Zeit nicht. Dass aber der Vorgang vorhanden sein soll, beweisen die grösseren Nucleolen, welche eventuell den pflanzlichen Eizellenkernen angehören (Taf. XXX/XXXI, Fig. 67, 68 *a*, 70—76). Hier finden wir sehr oft — zu jeder Generation der Eizellen und deren Kerne — solche Elemente, innerhalb welchen viele Kernkörperchen vorhanden sind (Fig. 69 *b*, 70, 71, 72). Alle teilen sich amitotisch und einige von ihnen enthalten centrosomale Körperchen (Fig. 70).

Nunmehr wollen wir der Frage näher treten: wie es geschieht, dass die centrosomalen Elemente früher oder später ins Cytoplasma gelangen?

Um die Frage zu entscheiden, muss man möglichst genau die Veränderungen der Kernkörper innerhalb der Kerne verfolgen und in der betreffenden Litteratur Umschau halten.

[1]) Fast dieselbe Erscheinung der amitotischen Teilung habe ich an den Leukocyten des Blutes unter dem Namen „gewaltsame Teilung" beschrieben. (Virchows Arch. Bd. 96, 1884, S. 60.) Unerwarteter Weise wollen aber Flemming und Oskar Hertwig auch diese Teilung zu dem physiologischen amitotischen Prozesse zählen.

In den tierischen Kernen bemerkte ich die Kernkörper weniger geteilt, als in den pflanzlichen (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 11 *b*, 13, Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 38, 50, 53). Nur zwischen den Eizellen einiger Tiere (z. B. der Frösche mit ihren zahlreicheren Nucleolen (Balbianischen Körner) und den pflanzlichen Eizellen bestehen gewisse Ähnlichkeiten: die Kerne beider Zellen können sehr viele Nucleolen enthalten.

Manchmal zerteilen sich die Kernkörper in ganz feine Körnchen, welche von den anderen Plasmapartikelchen kaum zu unterscheiden sind. Aber es giebt zwischen ihnen fast immer einige Elemente, die grössere Dimensionen beibehalten. Die vier Arten von Nucleolen, welche Carnoy[1]) beobachtete, gehören vielleicht hierher.

Die kleinsten Nucleolen, den Chromatinkörnern gleichend, scheinen in das Gerüstnetz eingeschaltet und verwandeln sich in den Vorbereitungsstadien der Karyokinese in Chromatinfäden (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 12, 13, 14). In dem dritten Kapitel wird diese wichtige Thatsache ausführlich behandelt werden, wo auch die neueren Beobachtungen der Autoren betreffs der Entwicklung von Chromatinfäden berücksichtigt werden sollen. Es ist somit wohl anzunehmen, dass schon in den ruhenden Kernen ein Teil der Kernkörperchen verbraucht wird in der Art, dass ihre in der Pyrenin-Chromatinschale sich findende Substanz, den Chromatinkörnern gleichend, zur Vorbereitung der Karyokinese bestimmt ist.

In den pflanzlichen Zellen mit den grossen Kernen, kann man bei gewissen physiologischen Zuständen der Kerne den Verbrauch der chromatischen Teile der Nucleolen zum Zwecke der Karyokinese direkt beobachten (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 49, 50, 51, 52, 53, 59 u. a.). In der Substanz jener Nucleolen liegt sogar die

[1]) Carnoy, La Cytodiérèse ches les arthropodes. La Cellule. Bd. I. 1884. La Cytodiérèse de l' oeuf. La vesicule germinative et les globules polaires de l' Ascaris megalocephale. Bd. II, 1888.

Hauptquelle des Chromatins. Mithin bleiben von den Nucleolen, welche die Centrosomata in sich enthalten, nur eben die centrosomalen Teile (Nucleololi) übrig, welche nunmehr frei werden.

In diesem Satze liegt allerdings eine Hypothese, aber ohne die angegebene Voraussetzung können die komplizierten Bilder der ruhenden und der im Vorbereitungsstadium der Teilung befindlichen Kerne kaum erklärt werden.

Jedoch kann ich auf einige Beobachtungen anderer Autoren hinweisen, die meine Hypothese bekräftigen. Das sind die Untersuchungen von Carnoy[1]), O. Hertwig[2]), Roggeroth[3]), Kosinski[4]). Ich hebe die „Bemerkungen" Kosinskis über die safranophilen Kernkörperchen in den Krebszellen nach der Härtung der Gewebe in Sublimat hervor, eine Methode, die auch meinerseits zur Untersuchung der Karyokinese sehr erfolgreich angewandt wurde.

Wie die angegebenen Autoren, welche teils normale, teils pathologisch neugebildete Gewebe untersucht haben und in den Zellenkernen bald innerhalb, bald ausserhalb derselben die noch wenig berücksichtigten kleinen Körperchen gesehen haben, — so hat auch Kosinski in den Kernen der Krebszellen die Kernkörperchen beschrieben, welche er als „safranophile" bezeichnet und er schreibt ihnen eine Bedeutung zu, die ich gern zugeben kann.

Ich muss mich nur gegen die Benennung „safranophile" aussprechen, indem diese „Safranophilie" ebenso wankend ist,

---

1) Carnoy, Biologie cellulaire 1884, S. 203.

2) O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. S. 48.

3) Roggeroth, Beiträge zur Struktur und Entwickelung des Carcinoms. Wiesbaden 1892. (Citat nach Kosinski.)

4) Kosinski, Beiträge zur Lehre von den verschiedenen Typen der Kernkörperchen. Sonderabdr. aus d. russisch. „klin. Wochenschr." 1887. Einige Bemerk. üb. die safranophilen Kernkörperchen in den Krebszellen. Warschau 1893, S. 21 (Russisch). Arch. d. Laborat. f. allg. Pathol. an d. k. Universität.

wie die „Erithrophilie“ oder die „Kyanophilie“ der Zellkerne im allgemeinen.

Eine mehr oder weniger bedeutende Thatsache in den Bemerkungen Kosinskis ist die, dass er in den Kernkörperchen der Krebszellen eine nicht selten vorkommende Vacuole fand und innerhalb derselben noch ein körperliches Gebilde — der Nucleololus — welches, wie Kosinski meint, — vielleicht den „nucléoles-noyaux“ Carnoys entspricht. Kosinski meint von jenen Nucleolen, dass sie die Fähigkeit hätten sich zu teilen und aus den Kernen durch die Kernmembran in das Zellenprotoplasma hin auszuwandern.

In den Beobachtungen Kosinskis ist übrigens unerklärt, wie die körperlichen Elemente die unversehrte Kernwand passiren können — ein Umstand, welchen auch Lustig und Galeotti als sehr widersprechend hervorheben.

Meine Untersuchungen, die schon lange und ganz selbständig von den Arbeiten der Autoren ausgeführt worden sind, zeigten mir Folgendes über den Modus des Heraustretens der Kernkörper durch die Kernmembran nach dem Plasma hin: Die Wanderung geschieht nicht durch die „unversehrte“ Membran, sondern durch eine solche, die schon hier und da physiologisch geplatzt ist. Das beste Beispiel hierüber stellt meine Zeichnung 85 auf Taf. XXX/XXXI dar.

Von der Kernmembran, welche sich zudem nur in den grösseren Kernen als solche zweifellos konstatieren lässt, geben die Untersuchungen mehrerer Bearbeiter der Karyokinese an, dass sie noch im Spiremstadium des Teilungsprozesses unversehrt zu sehen ist; dann wird sie undeutlich, atrophiert und löst sich auf, weshalb die Kernkontouren gänzlich schwinden; inzwischen bilden sich aber innerhalb des früheren membranös umschlossenen Kernes die späteren Stadien der Karyokinese.

Ich fand jedoch die Kernmembran schon in dem ruhenden

Kerne, wo noch keine Spur von Chromatinfäden zu entdecken ist, so dass sie zur Auswanderung der Kernkörper wohl geeignet ist.

An der angegebenen Fig. 85 von Lilium Martagon sehen wir die Kernmembran an fünf Punkten geplatzt und infolge der veränderten Spannung in gewissem Grade sogar abgebogen und geschrumpft. Ob eine solche Zerstörung oft vorkommt, kann ich nicht sagen.

Die Urheber der beschriebenen Veränderungen der Membran sind wie ich finde, die derberen achromatischen Fasern, welche im Cytoplasma zwischen den weicheren und ganz protoplasmatischen Fäden vorkommen (Fig. 85).

Während die protoplasmatischen Fasern sich für gewöhnlich strahlenartig um den Zellenkern gruppieren, lagern sich die derberen Fäden nach den verschiedenen Richtungen auf, kreuzen sich und verflechten sich miteinander neben dem Kern derart, dass einige von ihnen in festem Kontakt, oder vielleicht in einer Verbindung mit den peripherischen Teilen der Kernmembran zu stehen scheinen (Fig. 85). Es ist somit wohl vorauszusetzen, dass bei jedem Vorgang, welcher die Länge, Spannungskräfte u. dgl. der Fasern ändert, auch das Platzen der Membran erleichtert wird, welche schon im Anfange der atrophischen Prozesse eintreten kann. Sobald nun die Membran geplatzt ist, werden die Kernkörperchen, oder ihre schon frei gewordenen centrosomalen Teile, schon infolge der Kernsaftströmungen von den Kernen aus ins Cytoplasma gelangen.

Über die Struktur des Cytoplasma will ich mich hier nur kurz äussern, da eine ausführlichere Beschreibung des Zellenbaues nicht Absicht der vorliegenden Arbeit ist.

Bei der Anwendung der von mir benutzten Methoden erscheinen die Epithel-, Bindegewebs-, Knorpel-, Muskel- und

Nervenzellen der Siredonlarven in den ganz oberflächlich gelegenen Plasmaschichten mehr oder weniger gekörnt. Die schwach tingiblen Körnchen, am vorzüglichsten in den Epithelzellen, haben die Neigung zu zwei, zu drei und noch mehr sich zu gruppieren und so geben sie den oberflächlichen Plasmaschichten eine eigenartige Punktierung, die etwa an die bekannte Cilienpunktierung der elektrischen Platten von Torpedo marm. erinnert. Als auf ein sehr naturgetreues Bild solcher Punktierung kann ich auch auf die Köllikerschen Zeichnungen, Fig. 35 und 40 seiner von mir zitierten „Gewebelehre" hinweisen. Ausserdem sieht man in dem Plasma der Zellen sehr zarte Fäserchen, welche während der Karyokinese an Mächtigkeit und Dichtigkeit zunehmen und an der Bildung der sogenannten achromatischen Spindel einen bedeutenden Anteil nehmen.

In dem Plasma der pflanzlichen Zellen, insbesondere der Polmutterzellen oder der Eizellen sind die Fasern äusserst klar und schön entwickelt und lassen sich ohne weiteres erkennen. (Man vergl. auf Taf. XXX/XXXI, Fig. 67 — die roten Eizellen und 68*a*, 68*b* — dasselbe bei starker Vergrösserung.) Nach der Doppeltinktion mittelst Rhodamin und Lichtgrün werden die Plasmafasern klar rot gefärbt, dagegen die Kerne grün. Wollte ich die obigen Benennungen der Chromatophilie aufnehmen, so müsste ich die Fasern entschieden „erythrophil" bezeichnen, umsomehr, als sie bei der Anwendung von Rhodamin-Lichtgrüntinktionen konstant rot ohne Spur von grüner Färbung erscheinen. Doch sind die Benennungen auch betreffs der letzeren Zellbestandteile nicht stichhaltig, weil wir die Fasern bei Färbung mit Kyanofarbstoffen ebenso gut „kyanophil" d. h. blau, blauviolett, grün, reinviolett u. s. f. erhalten. Ich schliesse hiermit die Frage über die Chromatophilie ab, und endige auch mit den Fasern.

Von der Cirkumferenz der Zellkerne beginnend, lagern sich dieselben arkadenartig innerhalb der Zellsubstanz ein,

oder hängen an der verjüngten Stelle der Zelle büschelförmig zusammen, um von hier ab nach der Richtung des Zellkörpers hin auszustrahlen. Die einzelnen Fasern haben immer die Tendenz sich miteinander zu verbinden und zu verflechten, nach kurzer Strecke aber wieder auseinander zu weichen, nochmals sich zu verbinden u. s. f., wodurch in den Zellen ein dichtes Maschenwerk entsteht.

Bei stärkeren Vergrösserungen erscheinen die Fasergeflechte an den feineren abgetrennten Stücken der Zellsubstanz äusserst klar (Fig. 68 *b*). Die Fasern und die sie verbindenden Fäserchen erscheinen als cylindrische, ziemlich derbe, starre Fäden, welche am photographischen Negative sehr schön hervortreten. In Querschnitten, sowie an Knickungsstellen haben die Fasern ein rundliches Aussehen, sie erscheinen in der Form feinerer Pünktchen, welche nach tieferer Tinktion als schwarze Körnchen zu Tage treten. Seltener kommen solche Zellen zu Gesicht, wie etwa die in Fig. 86 abgebildeten, welche eine sehr charakteristische regelmässige Anordnung der noch feinen und zarten Fasern zeigen. Es ist die strahlenartige oder sonnenartige achromatische Figur des „ruhenden Kernes", die kolossale ruhende Astrosphäre, von welcher in obigem die Rede war.

Am Ende des vierten Kapitels, welches von den achromatischen Fasern, während der Karyokinese handelt, werde ich nochmals zu diesen Dingen zurückkehren, um zu zeigen, wie sich die stark entwickelten Fasern der pflanzlichen Zellen bei den Zellteilungen verhalten. Für jetzt will ich nur einfach auf die Fig. 95 hinweisen.

## Drittes Kapitel.

## Vorbereitung der Karyokinese und die Frage nach der Beziehung der Nahrungselemente zu dem Teilungsprozess.

In den obigen Kapiteln wurden mehrere Thatsachen und Erwägungen angegeben, welche zu dem Ergebnisse führten, dass

die in den Zellenkernen sich findenden Nucleolen an der Karyokinese durch ihre chromatischen und centrosomalen Elemente Anteil nehmen.

Aber die Chromatinmenge, welche in dem nucleolären Teil der Kerne, selbst in den grössten pflanzlichen Nucleolen, angesammelt ist, scheint doch ganz ungenügend, um die massenhaften chromatischen Bestandteile der sich teilenden Zellen aus sich zu bilden, ganz besonders in der embryonalen Zellenentwicklung, wo der Prozess sowohl quantitativ, als auch qualitativ besonders ausreichend sich vollzieht. Es muss also eine andere Quelle der Chromatinentwicklung da sein und hauptsächlich im Eidotter und in den pflanzlichen Samen muss man die Quelle aufsuchen. Leider können wir die Menge der sich in den verschiedenen Geweben entwickelnden Chromatinmasse nicht auf die Wagschale legen, um mathematisch zu zeigen, wie gross die Chromatinmasse ist im Vergleich zu dem Nahrungsmateriale, welches im Eidotter oder in den pflanzlichen Samen vorhanden ist.

Es handelt sich darum, festzustellen in welchem Nahrungselemente die Hauptquelle des Chromatins aufgesucht werden muss.

Für die Eier, welche mit ausreichend entwickeltem Dotter versorgt sind, liegt der Gedanke sehr nahe, dass die Hauptquelle des Chromatins sich eben in den Dotterelementen und zwar in den sogenannten Dotterplättchen findet.

Die Beteiligung der Dotterplättchen an der Karyokinese habe ich bereits 1885 in meiner ersten russischen Mitteilung vollkommen klar gelegt. Mir fehlten damals nur einige detailierte Objekte, um zu zeigen, in welcher Art die Dotterelemente in die Kerne gelangen, um die Chromatinkörner und Fäden zu bilden.

In den letzten Jahren fand ich endlich an den Siredonpräparaten mehrere Stellen, an welchen sich die Frage von selbst entschied.

Auf die wichtige physiologische Bedeutung der Dotterplättchen lenkte meine Aufmerksamkeit mein hochverehrter Lehrer Professor L. Ranvier und zwar schon 1876, als ich in seinem Laboratorium im Collège de France in Paris arbeitete. Ungefähr während dieser Zeit (1877) publizierte Aurel Török seine Untersuchungen „Über formative Differenzierungen in den Embryonalzellen von Siredon pisciformis“ [1]), welche ich in den Jahren 1885—1887 prüfte und in den wichtigsten Teilen bestätigte. Török war der erste, welcher in den Dotterplättchen die wichtige physiologische Bedeutung für das Zellenleben, die Fortpflanzung und Erneuerung der Elemente während des embryonalen Zustandes entdeckte. Leider hat der Autor weder die Beziehung der Dotterelemente zu der Kernmetamorphose richtig gesehen, noch die Karyokinese selbst erkannt, obgleich in seinen Abbildungen einige der Natur ziemlich gut entsprechende Bilder vorliegen beispielsweise die Figg. 14, 15, 16, 17, 21, 22, (op. cit. Taf. 44), welche uns darauf hinweisen, dass in seinen Objekten die mitotischen Vorgänge bis zu einem gewissen Grade vorhanden waren. Als die ersten Beobachter der Karyokinese erscheinen uns: Aurel Török, Flemming, Schleicher und Peremeschko während der Jahre 1877—1879, wie es aus der Litteratur unzweifelhaft hervorgeht. Von den Beobachtungen sind die Flemmingschen als die exaktesten anzusehen. Der erste der eben citierten Autoren beschrieb in den Embryonalzellen der Axolotllarven die oscillierenden Bewegungen der Dotterkörnchen in Folge der Plasmaströmungen — eine Erscheinung, welche die Lage der Dotterelemente verändern soll und spricht von der verschiedenartigen Gruppierung im Plasma. Indem ferner die Dotterkörner miteinander verschmelzen und wachsen, bilden sie nach Török, an Stelle des früheren Kerns, ein „kugelförmiges Netzgebilde“, „Stern- oder Knäuelform“ u. dgl., bestehend aus Stäbchen oder Fäden, gleich denen, die die späteren Autoren bei der mitotischen Zellteilung als die formative Stufe des Teilungsprozesses vielfach beschrieben und abgebildet haben. Török selbst (pag. 769 seiner Arbeit) spricht von der „Vermehrung“ der Zellen, indem er die Bilder bei verschiedenen Differenzierungsstadien betrachtet. Meiner Ansicht nach sind also die alten Törökschen Untersuchungen auch heute noch als verdienstvoll anzusehen.

[1]) Aurel v. Török s. d. Nr. 2.

Bei Schleicher[1]) (pag. 257, 258), welcher für seine Zeit noch trefflichere Bilder betreffs der mitotischen Zellteilung darstellt und der selbst die Benennung „Karyokinesis“ eingeführt hat, finden wir eine ausführliche Beschreibung der Bewegungen der karyokinetischen Elemente (Stäbchen und Fäden), die die Vorbereitung zur mitotischen Zellteilung bieten. Und da diese Stäbchen am wahrscheinlichsten die direkten Abkömmlinge der Dotterelemente sind, so ist begreiflich, wenn ich in der vorliegenden Arbeit eben den Elementen und ihren Verwandlungen in die chromatischen Bestandteile der Kerne ein besonderes Kapitel widme.

Um nun die Beziehungen der deutoplasmatischen Elemente des Eidotter, d. h. der Dotterplättchen zu dem Protoplasma der Zellen und hauptsächlich zu den Kernen der letzteren zu prüfen, muss man die Larven der verschiedenen Amphibien wählen, da bei diesen Tierchen die Zellen und Kerne gross genug sind, um die feineren Vorgänge klar zu zeigen.

Bekanntlich haben die Dotterelemente der genannten Tiere eine sehr charakteristische Form. Meist erscheinen sie als kubische, abgerundete Klümpchen einer eiweissreichen und stark färbbaren Substanz, welche unter anderen organischen und anorganischen Bestandteilen Nuclein und Fette enthalten. Die beiden letzteren Substanzen prävalieren so stark, dass man die Dotterplättchen als „nuklein- fettige“ Körner betrachten kann. Andere Körnchen derselben chemischen Beschaffenheit haben abgeplattete, oder wieder kubisch-vieleckige, ganz rundliche oder ovoide Formen. Alle sind ganz homogen, mattglänzend, stark lichtbrechend, ohne bemerkbare Struktur. Sie gleichen in gewissem Grade den pflanzlichen Amyloidkörnchen, die wahrscheinlich auch dieselbe physiologische Bedeutung für die Fortpflanzung der Zellen haben. Leider haben wir, die Histologen und Embryologen, in der jetzigen Zeit, wo unsere

[1]) Schleicher, Die Knorpelteilung. Ein Beitrag zur Lehre der Teilung von Gewebezellen. Arch. für mikroskop. Anat. Bd. 16, S. 248.

beiden Wissenschaften so rasch und erfolgreich fortschreiten, keine Gelegenheit die verschiedenen Gewebsteile aufs neue chemisch zu analysieren. Ich möchte sogar sagen, dass wir seit dem Versuche Freys in seiner „Histologie und Histochemie" keine ausführliche chemische Analyse der embryonalen und entwickelten Gewebe zur Verfügung haben. Wie dem aber sei, es unterliegt keinem Zweifel, dass in den Dotterelementen sehr viel Nuklein oder nukleinähnliche Substanz angesammelt ist. Und da diese Substanz während der ersten Tage und Wochen in den Zellen aller Gewebe sich entdecken lässt, so ist begreiflich, dass das Ignorieren derselben für die Lebensvorgänge der Elemente von nun ab ganz unmöglich erscheint. Ich denke sogar, dass die Nukleinelemente zu jeder Zeit des Lebens und vielleicht bis in das Alter hinein in den Gewebszellen vorhanden sind, aber in wechselnden und dem Lebensalter gemäss sehr abnehmenden Quantitäten.

In den Zellen der Embryonen sind die Elemente am grössten und zahlreichsten, man kann sie schon bei schwächeren oder mittleren Vergrösserungen wahrnehmen, wie meine Fig. 1 auf Taf. XXVI/XXVII zeigt. Je älter die Tiere aber werden, je mehr ihre Gewebe differenziert erscheinen, um so kleiner und schwieriger sind die Dotterelemente, Plättchen und Körner, innerhalb der Zellen zu entdecken. Es ist auch gar keine gute Regel immer zu fragen, ob in der einen oder anderen Zelle die Nukleinkörnchen vorhanden sind oder nicht. Versucht man zu jeder Zeit in den Leberzellen das Glykogen zu entdecken, oder in den Magenzellen Säure und Pepsin! Und doch ist es relativ leichter die letztgenannten Stoffe zu zeigen, weil sie sich bei gewissen physiologischen Bedingungen immer in den Zellen entwickeln. Die Dotterkörnchen aber stellen Elemente dar, welche immer verbraucht werden und demzufolge müssen wir uns nicht wundern, wenn manchmal in den Embryonalge-

weben Zellen vorkommen, in welchen man keine Spur von Dotterelementen entdecken kann. Jede tierische und pflanzliche Zelle stellt ein mikroskopisches Laboratorium dar, in welchem sehr zusammengesetzte Arbeiten sich vollziehen, sehr komplizierte Stoffe chemisch sich verändern und folglich keineswegs in jedem Augenblick zu Gesicht kommen werden.

Gerade dies finden wir in den Gewebszellen mit den in Rede stehenden Dotterstoffen, mit den Dotterkörnchen und Dotterplättchen. Bei den Siredonlarven von 1—2 cm Länge findet man noch grosse Mengen von Dotterkörnern in den verschiedenen Gewebszellen. In meiner Fig. 1 sind die Körnchen von sehr verschiedener Grösse und mittelst Fuchsin stark gefärbt mit einem Stich ins Violette infolge der nachfolgenden Dahliatinktion. Die Körner lagern sich zerstreut oder gruppenweise in dem Zellprotoplasma um den Kern, welcher der Klarheit wegen, absichtlich violett gezeichnet ist, ebenso wie die in ihnen enthaltenen Chromatinfäden.

Vergrössert man das Bild viel stärker, so sieht man an den Figuren 2 bis 11 und an der Fig. 19 die Dotterelemente rot und rot-violett gefärbt, die Fettkörnchen (durch Osmiumsäure) dunkel oder schwarz, die Kerne mit dem Kernkörper wieder rot, rotviolett.

In den Figuren 4, 5, 6, 9 und 11*a* können wir sehen, wie sich die Dotterelemente innerhalb der Zellen verhalten und auf welche Weise sie in die Kerne gelangen.

Die Dotterplättchen, welche vorher ganz einfach in dem Zellenplasma zerstreut waren (Fig. 2 und 3), lagern sich dicht an die Kerne an und liegen nicht selten in einer Vertiefung der letzteren, wie etwa die Eier im Neste. Sind dem Kerne mehrere Plättchen an verschiedenen Punkten angelagert, dann hat auch die Kernperipherie mehrere entsprechende Einbuchtungen, wo die Elemente ihre Lage finden (Figg. 4, 8).

In dem Falle haben die Epithelkerne, sowie die Kerne anderer Zellen ein besonderes leukocytenähnliches Aussehen, d. h. sie erscheinen wie Zellen, die mit kurzen Pseudopodien versehen sind und sie umgreifen wie diese die anliegenden Dotterkörnchen mit ihren Sprossen. Da man es aber hier mit richtiger Pseudopodienbildung kaum zu thun hat, wenigstens habe ich amöboide Formveränderungen an lebenden Epithelzellenkernen nie beobachtet, so muss ich annehmen, dass die Dotterplättchen nur mechanisch infolge des Seitendruckes und des Wachstums der Kerne nach und nach in die Zellkerne eindringen und schliesslich in deren Inneres hineintreten (Figg. 5, 6, 7, 8, 9, 11*a*). Dies geschieht sowohl mit den grösseren Dotterplättchen, als auch mit den kleineren, welche aus den grösseren entstehen und ist, soviel ich weiss, ein ganz neues Factum, welches in der karyokinetischen Litteratur bis jetzt unbekannt geblieben ist. Alle Beobachter, welche die verschiedenen Embryonalgewebe und die Eier selbst untersucht haben, reden nur von Dotterkörnern in der Zwischensubstanz und dem Zellenprotoplasma, nicht aber innerhalb der Zellenkerne, wo die karyokinetischen Vorgänge sich abspielen.

So lange die Plättchen noch gross sind, unterscheiden sie sich von den körnigen Gebilden der Kerne insofern, als sie nach der Anwendung einiger Farbstoffe bald ebenso, bald anders wie die angegebenen körnigen Gebilde der Kerne sich färben. Wenn aber die Plättchen sich in feinere Körnchen geteilt haben, lassen sie keine Unterschiede zwischen sich und den Chromatinkörnchen der Kerne erkennen, d. h. sie verteilen sich innerhalb der Kerne an diejenigen Körnchen, welche als „Chromatinkörnchen" bekannt sind.

Das ergiebt sich aus den beigegebenen Abbildungen genügend überzeugend. In Fig. 11*a* sehen wir einen Kern, welcher

sowohl in seiner Umgebung als auch in seiner Substanz Dotterplättchen enthält. Die aussen liegenden Körner sind gross, die innerhalb des Kerns gelegenen (der Zahl nach 11 Stück) haben viel kleinere Dimensionen, sie erscheinen als Körnchen, welche nur durch ihre scharfe rote Färbung von den anderen Körnchen unterschieden werden können.

Versuchen wir aber beiderlei Körnchen an den Figg. 13 und 14 zu unterscheiden, so wird ersichtlich, dass hier die Veränderungen der Körnchen so weit vorgeschritten sind, dass jede Unterscheidung unmöglich wird, da hier alle die Körnchen in die eigenartig gefärbten „Chromatinkörnchen" und „Chromatinstäbchen" sich verwandelt haben. Somit erhalten wir auf Kosten der Dotterelemente die erste Anlage des Spirems, bestehend aus kurzen fadenförmigen chromatischen Stäbchen.

Die Nucleolen können während dieser Vorgänge längere Zeit unbeteiligt bleiben, oder nur sich amitotisch teilen (Fig. 12*a*, 13), oder sie teilen sich auch in Stücke und bilden mit den „Chromatinkörnern" eine und dieselbe karyokinetische oder mitotische Anlage. Mögen nun in den Kernen die Spirembildungen aus einem einzigen chromatischen Faden bestehen, oder entwickeln sich die Knäuel aus mehreren Fäden, — in allen Fällen bilden sich die Fäden, so viel ich gesehen habe, aus einer Reihe von Chromatinkörnchen. Mehrere Abbildungen von Flemming, Pfitzner[1]), Podwyssozki[2]), Hermann[3]), mir[4])

[1]) Pfitzner, Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierung des Zellkernes. Morphol. Jahrb. Bd. 7, S. 289.

[2]) Podwyssozki (j.), Experimentelle Untersuch. üb. die Regeneration des Lebergewebes. Jena 1886.

[3]) Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. für mikroskop. Anat. Bd. 37, S. 569.

[4]) Lavdowsky und Owsjannikow, Lehrbuch der mikroskop. Anatomie des Menschen und der Thiere. St. Petersburg 1887, Bd. I, S. 59, Abbild. 44. (In dem Kapitel IX von Peremesko „über die Zelle".)

und anderen, welche die Bildung der Chromatinfäden aus den angegebenen „Chromosomen" darstellen, sprechen entschieden dafür. In der vorliegenden Arbeit, zeigt meine Fig. 14*a*, *b* sowohl die Formen, als auch die Art und Weise der Lagerung der Chromosomen in den Körnchenreihen, welche am besten und richtigsten mit den perlschnurartigen Primitivnervenfasern verglichen werden können. Wir sehen nämlich, dass diese Chromatinperlschnüre aus rundlichen und eckigen, manchmal strahlenartigen oder sternförmigen Chromosomen bestehen, welche stark gefärbt sind und vermittelst überaus dünner Fäden unter sich verbunden erscheinen. Durch nichts unterscheiden sich die Chromosomen von den zerteilten Dotterkörnchen und den geteilten Nucleolen. Alle diese Gebilde können in den Vorbereitungsstadien der Karyokinese als verwandt angesehen werden, alle bilden die Anlage der Chromatinfäden, alle können somit als „**Kariosomen**" betrachtet werden.

In den obigen Zeilen wurde von mir die Meinung ausgesprochen, dass die Dotterplättchen rein mechanisch in die Zellenkerne gelangen, Doch muss ich hier nochmals auf die Beobachtungen von Aurel Török und Schleicher hinweisen, von welchen der erste Lokomotionserscheinungen an den Dotterelementen gesehen haben will, der zweite aber auch Bewegungen an den schon differenzierten Chromatinstäbchen bemerkte. Wenn also die beobachteten Bewegungen keine passiven sind, wie etwa die Brownsche Molekularbewegung, so können wir annehmen, dass beim Herantreten der Dotterelemente an die Kerne eine Aktivität der ersteren mitspielt. Infolge solchen Einflusses würden die Dotterplättchen noch leichter in die Kerne eindringen, hier sich zerteilen, in die Chromosomen verwandeln, welche sich endlich zu den Chromatinstäbchen und Fäden sammeln (Taf. I, Fig. 13, 14).

Ganz anders verhalten sich jene zweiten Körnchen, die ich

an denselben Figuren 2—11 und 19 als Fettkörnchen (oder Fetttropfen) gezeichnet habe. Sie lagern sich ausschliesslich in dem Protoplasma der Zellen und dringen wie die Kerne ein. Irgendwelche bedeutendsvollen Veränderungen in ihnen, geschweige denn generative Beziehungen zu den Chromatinkörnchen, habe ich nie gesehen. Ich muss aber hinzufügen, dass diese „Fettkörnchen" nur grösstenteils aus Fett bestehen. Sie sind Eiweisstropfen, die vollständig und dicht von der Fettsubstanz durchdrungen sind. Deshalb erscheinen sie an gut gelungenen Präparaten bei nachfolgender Fuchsinfärbung etwas rötlich gefärbt — also schwarz mit einem Stich ins Rote.

Beim Niederschreiben dieser Zeilen erhalte ich das erste Heft des 43. Bandes des Arch. für mikroskop. Anat., welches die Arbeit von Born: „Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus" enthält. Der Autor untersucht die Veränderungen in den Ovarialeiern und deren Kernen während der Reifung und verfolgt sowohl die Chromatinbildung als auch die Schicksale der Kernkörperchen — also einige von den Dingen, welche die Aufgabe meiner Arbeit bilden.

In den Objekten von Born sehen wir die Eizellen, die gleich anderen tierischen Elementen fortwachsen und reifen, also eine Vergleichung und Parallelisierung mit den Gewebszellen wohl erlauben. Born betrachtet das Chromatin als diejenige Substanz des Kerns, an die die wichtigsten Funktionen dieses Zellorgans gebunden sind. „Das Chromatin wird bei dem Wachstume des Kerns und Eies zuerst möglichst fein in dem Kernsafte verteilt, so dass es äusserst schwer tingierbar und dadurch optisch schwierig nachweisbar wird. Dies dauert bis zu der Zeit, in der Prozesse besonderer Art, die Abscheidung und Ablagerung der „Dotterkörner" (d. h. „Dotterplättchen", „Dotterovoide", nach O. Schultze) „beginnen". Von diesem Termin an verdichtet sich das Chromatin wieder in äusserst feinen Fäden u. s. f. (pag. 65).

Von den Nucleolen finden wir bei Born: „Sie lagern sich an die Wand des Keimbläschens — also so nahe wie möglich dem Eiprotoplasma und nehmen in ganz ausserordentlicher Weise an Zahl und Grösse zu" (pag. 65). „Wir wissen nichts Gewisses über die spezifische Funktion der Elemente, die wir Nucleolen nennen", sagt Born, und will die darüber aufgestellten Meinungen nicht besonders anführen.

„Ist es doch nicht einmal sicher, ob mit diesem Namen immer gleichartige Dinge bezeichnet werden. Die tinktorielle Ähnlichkeit mit dem Chromatin liegt auf der Hand, wenngleich es auch nicht an Unterschieden fehlt. Eins scheint aber wahrscheinlich: die Nucleolen stehen in Beziehung zum individuellen Zellleben, nicht zur Fortpflanzung; denn beim Beginn der Mitose verschwinden sie, um nach Beendigung derselben — im Ruhezustand des Kerns — wieder aufzutreten.“ Entsprechend dem Satze sehen wir, sagt ferner Born, „bei dem gesteigerten individuellen Leben, dass während der Ausbildung einer so riesigen und komplizierten Zelle, wie sie die Eizelle von Triton darstellt, vorauszusetzen ist, nehmen 1. die Nucleolen kolossal an Grösse und Zahl zu, lagern sich 2. direkt an die Kernwand, eine Lage, die für eine Wirkung auf den Zellleib die denkbar günstigste ist, gehen endlich 3. wenn ihre Thätigkeit für das individuelle Leben der Eizelle erschöpft ist — beim Eintritt der Mitose — wie gewöhnlich, aber hier en masse, zu Grunde“ (pag. 66, 67).

In den Beobachtungen Borns findet man Behauptungen, welche teils den von mir ausgesprochenen Meinungen entsprechen, teils widersprechen. Was die Entwickelung des Chromatin anbetrifft, so liegen in den Bornschen Untersuchungen einige Angaben vor, welche meine Meinung über die generativen Beziehungen des Chromatins zu den Dotterelementen („Dotterplättchen“, „Dotterovoide“, „Dotterkörner“) nur bestätigen können. In der Substanz der Nucleolen sah Born auch die Ähnlichkeiten mit den Chromatinkörnern. Er will nur den Nucleolen keine Bedeutung für Fortpflanzung der Kerne zuschreiben und hält die Beziehung der Kernkörper „zum individuellen Zellenleben“ für die einzige.

Meine Beobachtungen zeigten mir aber, dass die Nucleolen innige Beziehungen zu dem Entstehen der karyokinetischen Vorgänge haben: sie liefern mit den Dotterkörnchen die Chromosomen auf Kosten ihrer chromatischen Rinde und die Centrosomata, welche meiner Ansicht nach, innerhalb der Nucleolen sich entwickeln. Es ist wahr, dass die Nucleolen noch gar nicht gewisse Zellenbestandteile sind. Schon

1888 äusserte sich Waldeyer[1]) betreffs der Nucleolen, Nebenkerne u. drgl. so, „dass die Bedeutung aller dieser Dinge für das Zellenleben noch fast vollkommen dunkel ist“ und fügt sofort hinzu, dass Strasburger und Pfitzner geneigt sind in den Nucleolis Ablagerungsstätten für sogenannte Reservestoffe zu erblicken, wofür ihr Verhalten bei der Karyokinese spricht. Sie lösen sich nämlich während derselben auf, um sich erst nach der Teilung in den neuen Kernen wiederzubilden“ (l. c. S. 12).

Wir sehen also aus den angegebenen Litteraturangaben, dass die Autoren auf Grund einer und derselben scheinbaren Erscheinung an den Nucleolarbestandteilen der Zellkerne, zu ganz entgegengesetzten Meinungen über die Bedeutung der Nucleolen gekommen sind, worüber ich mich schon im zweiten Kapitel genügend ausgesprochen habe. Hier sei noch bemerkt, dass wenn die Nucleolen in den Kernen der reifen Eier wandständig erscheinen und sich sehr vermehren, während der Karyokinese aber als geschwunden oder aufgelöst angesehen wurden, dass dies noch wenig beweist, weil bis jetzt noch Niemand gezeigt hat, dass während der Karyokinese alle Nucleolen zu Grunde gehen und zweitens, da diese Elemente schon im Zustande der Kernruhe teils in die Chromatinkörnchen sich verwandeln, teils den Kern verlassen, indem sie die Kernwand passieren und in das Zellenplasma übergehen, so sind mithin die litterarischen Kontroversen wohl erklärlich, weil ein Teil der Nucleolen in der Form der Centrosomata wahrscheinlich immer persistiert.

Da ich infolge der Arbeit von Born wieder bei den Zellen mit ruhendem und in den Anfangsstadien der Teilung befindlichem Kerne bin, so will ich ferner noch auf eine Art von grösseren Epithelzellen hinweisen, die ich als Godet-Minotsche Placentarzellen des Kaninchens oder als die Podwyssozkischen Zellen der Rattenplacenta bezeichnen kann.

[1]) Waldeyer, Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Bonn 1888. (Aus d. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32.)

Ungefähr während der Zeit oder noch früher als die Minotschen Arbeiten über Placenta erschienen [1]), erhielt ich von Herrn W. Podwyssozki (j.) zwei Präparate der Rattenplacenta (Embryo 3 cm lang) zum Geschenk, welche Objekte weder der Autor noch ich Gelegenheit hatten zu beschreiben. Ich verweise hier auf diese Gegenstände nur ganz kurz, da ich nicht die Gewohnheit habe, Sachen anderer Autoren zu beschreiben.

Bekanntlich kommen nach der Angabe Minots und Godets in der Kaninchenplacenta, die der erstere Autor in die „Placenta", „Periplacenta" und „Ooplacenta" teilt, eine besondere Art von Riesenzellen vor, welche Minot „Monstre-cells" benennt. Sie liegen sehr tief im Placentargewebe, nämlich neben der Muscularis und in derselben, zwischen den Muskelfasern; am vierzehnten Tage der Entwickelung sind sie zahlreich und je weiter sie vom Epithel entfernt liegen, desto grösser werden sie. Nach Minot haben die Riesenzellen einen epithelialen Ursprung — eine Ansicht, welche ich wohl teilen kann.

An den Präparaten Podwyssozkis nun, welche sehr gut fixiert und mit Safranin gefärbt sind, finde ich in denselben Regionen der Placenta diese grossen, ovoiden oder spindelförmigen Zellen, die auch mit sehr grossen ovoiden oder runden Kernen versehen sind. Die Zellen gleichen sehr den Epithelelementen und sind wie die letzteren aneinander gelagert. Ihre kolossalen Kerne aber sind sehr reich an Chromatin und haben zwei oder mehrere Kernkörperchen, welche hier und da in Verbindung mit dem Chromatinnetze stehen. Das Bild der Verbindung gleicht bedeutend meinen Figg. 12 und 12 *a*, sowie den Abbildungen von Retzius [2]) und Flemming [3]), wo der Zusammenhang zwischen den Nucleolen und dem Kerngerüstnetze ohne Zweifel vorliegt. Ich finde ausserdem, dass in einigen von den grossen Kernen die Substanz der Nucleolen gänzlich von der Chromatinmasse verbraucht ist, d. h. die chromatischen Bestandteile der Kerne stellen nicht nur die Produkte des auf-

1) Minot, Die Placenta des Kaninchens. Biologisches Centralbl., Bd. 10 (1891), S. 114 und „Uterus und Embryo (Rabbit—Man). Boston 1889.

2) Retzius, op. cit. Nr. 28. Biologische Untersuchung. Fig. 4, 5, 7, 11, 12, 13 und and.

3) Flemming, op. cit. Nr. 3, Fig. 29 *a*. op. cit. Nr. 14, Fig. 1, 2, 3, 4, 5.

gespeicherten Nahrungsmateriales, sondern auch die Produkte der zerteilten Kernkörper dar.

Kein solcher Kern zeigte Kernkörperchen, sie zeichnen sich nur durch den Reichtum an Chromatinkörnern aus; sie erscheinen manchmal, infolge des Reichtums an Nahrungsmaterial in dem Placentargewebe, mit Chromatin ganz vollgestopft. Und da die Kerne noch „ruhende" sind oder sich in den ersten Anfangsstadien der Karyokinese befinden, so entdeckt man in ihnen keine Chromatinfasern. Kurz wir haben hier „ruhende" Kerne, welchen aber Kernkörper fehlen und welche wegen des Reichtums an Nahrungsmaterial im Placentargewebe während seiner Entwickelung stark mit Chromatin versorgt sind. In Folge dieses Umstandes sind die Kerne aller der verschiedenen Zellen des Placentargewebes sehr reichlich mit Chromatin versorgt, wie ich noch hinzufügen möchte. — Ich kann nicht in die detaillierte Struktur dieses Gewebes eingehen und verweise nochmals auf die ausführlichen Untersuchungen Minots.

Indem ich nunmehr in der Besprechung meiner eigenen Untersuchungen fortfahre, will ich noch über die Vorbereitungserscheinungen in pflanzlichen Geweben berichten, um meine Behauptungen von mehreren Seiten her zu stützen.

In obigem wurde der Beweis angetreten, dass die karyokinetischen Vorgänge in innigem Zusammenhang mit dem Nahrungsmateriale stehen — ein erwartetes Ergebnis, welches bereits in den ruhenden Zellkernen verschiedener in Entwickelung begriffener Elemente angedeutet ist.

Durch Untersuchung der pflanzlichen Gewebe kann man sich noch besser davon überzeugen. Füttert man die Pflanzen mit guter Erde, bei genügend hoher Temperatur (circa 25° C.) und ausreichendem Begiessen, wie ich stets mit den Bohnen der Vicia Faba und anderen gethan habe, so bemerkt man sofort an den Schnitten, welche von den verschiedenen Teilen der Wurzeln entnommen wurden, sehr viele Mitosen und zwar in den verschiedensten Stadien der Entwickelung und überall mit den dickeren, stark ausgebildeten und leicht färbbaren Chromatinkörnern und -Fäden (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 33, 60 und mehrere

andere). Dasselbe gilt auch für die gut gefütterten tierischen Zellen der von mir untersuchten Amphibienlarven.

Ganz anders verhalten sich die pflanzlichen Zellen unter den entgegengesetzten Bedingungen. Wenn man die Vicia Faba in nüchterner Erde, bei T. 10°—12° C. zieht, dann findet man in den Wurzelzellen sehr wenig Mitosen und alle Chromatinkörner und -Fäden sind viel feiner und weniger an Zahl, schlechter entwickelt, schwerer färbbar, als die der gut gefütterten Pflanze. Ich kann sogar behaupten, dass bei solchen Bedingungen die Chromatinfäden fast ausschliesslich auf Kosten der Nucleolen sich entwickeln, welche bei Vicia Faba für gewöhnlich gross sind und die Hauptquelle des Chromatins darstellen (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 49, 50, 51, 52, 53, 54, 59). Dass aber doch Fälle vorkommen, wo bei Viciawurzeln, sowie auch in den Wurzeln von Zea bei ganz guten Bedingungen nicht nur die Mitosen vollkommen fehlen, sondern in den Zellen nur amitotische Teilungen zu stande kommen, dies wurde schon oben erwähnt.

Ganz dieselbe Erscheinung bemerkt man auch bei tierischen Zellen, namentlich bei den Frosch-Tritonen- und Axolotllarven, wenn sie sehr wenig Nahrung erhalten und schlecht wachsen. Die Dotterplättchen werden unter solchen Bedingungen schneller verbraucht, als sonst und sie kompensieren somit vielleicht den Mangel an Fütterungsmaterial.

Die Amyloidkörnchen und die anderen Reservestoffe der Pflanzenzellen verhalten sich bei annähernd gleichen Bedingungen derart, dass sie zahlreich, aber klein sind und infolge der gesunkenen Energie des Stoffwechsels, langsamer verbraucht werden, weshalb relativ sehr wenig Nahrung in die Zellen eintritt, wodurch die angegebenen nüchternen Chromatinbilder verursacht werden. Umgekehrt, finden sich beim Wachsen der Bohnen in guter Erde in den Wurzelzellen grössere Amyloidkörnchen, aber sie sind verhältnismässig wenig an Zahl, weil sie rascher verbraucht

werden infolge des erhöhten Stoffwechsels und der unzähligen Mitosenbildungen auf Kosten des sehr ausreichend zugeführten Nahrungsmateriales. Die Amyloidkörnchen finden sich am zahlreichsten in denjenigen Partien der Wurzeln, die näher dem Samen liegen und umgekehrt, sie sind zerstreuter und kleiner in den Zellen, welche näher der Wurzelspitze anzutreffen sind. Da die Spitzenpartien der Wurzeln sich von allen Seiten her ernähren, so ist die Menge der Mitosen hier am grössten. Man findet fast in jeder Zelle die eine oder die andere karyokinetische Figur, wie meine Zeichnung 33 bei B zeigt. Es giebt kaum ein anderes Objekt, ausser vielleicht der Fritillaria imperalis, wo solch grosse Mengen mitotischer Bilder verschiedener Art vorhanden sind, und zwar an einem verhältnismässig so kleinen Bezirke, wie an der Bohnenwurzel.

Es ist somit nach meinen Beobachtungen und dargelegten Auseinandersetzungen der Satz gerechtfertigt, dass die Entwicklung der Karyomitose sowohl in qualitativer als auch in quantitativer Beziehung in Abhängigkeit von der zugeführten Nahrung steht. Aus ihr entwickeln sich Dotterplättchen (für die tierischen Zellen) direkt und indem diese sich in die feineren Körnchen zerteilen, beteiligt sie sich an der Bildung der Chromatinkörnchen und -Fäden. Für die pflanzlichen Zellen ist betreffs der Amyloidkörnchen ein solcher Beweis schwieriger zu liefern, obschon ich mehrere Male die Teilungen und Zerteilungen der Elemente (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 34, 35, 37 etc.), gesehen habe, wie auch ihre feste Anlagerung an die Kerne, da wo die chromatischen Elemente liegen, die sich von den Amyloidkörperchen fast gar nicht unterscheiden. Die Amyloidkörperchen gehen also, wie die Botaniker annehmen, zuerst in die Glucosesubstanz über und lösen sich, um alsdann in innige Beziehung zu den Zellplasma- und Kernbestandteilen zu kommen. Vielleicht sind auch zwischen der Substanz der Dotter-

plättchen und echten chromatischen (d. h. Nuclein-) Körnchen einige Vorstufen vorhanden, und es sind die ersteren Elemente chemischen Umsetzungen unterworfen, ehe sie sich in die letzeren umwandeln. Leider kann die Verwandlung mikroskopisch und mikrochemisch noch nicht wahrgenommen werden, doch darf man sie umsomehr voraussetzen als nur bei dieser Annahme die verschiedene Färbbarkeit der verschiedenen körnigen Substanzen des Plasma und der Körner erklärlich ist.

## Viertes Kapitel.

## Die späteren Stadien der Karyokinese. Chromatische und achromatische Fasern. Wieder die Centrosomata. — Zellteilung.

Während der 15 Jahre, seit welchen die Frage über die karyokinetischen Vorgänge von mehreren Histologen und Embryologen, sowie Zoologen und Botanikern bearbeitet ist, finden sich in den massenhaften Abbildungen der Litteratur so vielfache Zeichnungen der verschiedenen Stadien der Karyokinese und es sind die meisten von ihnen, besonders die Abbildungen Flemmings, Rabls, Strasburgers, Hermanns und anderer so gut und treu ausgeführt, dass mir die endlose Wiederholung der schon gut bekannten Bilder kaum erlaubt erscheint. Deshalb habe ich die Zahl meiner Figuren möglichst beschränkt und zeichnete nur die hervorragendsten von ihnen und zwar aus ganz besonderen Gründen.

In meinen russischen karyokinetischen Mitteilungen wurde von mir z. B. angegeben, dass die Mitosen bei den Siredonlarven manchmal keine Andeutung der faserigen achromatischen Substanz zeigen und dass an Stelle derselben nur eine strukturlose Masse vorhanden ist, welche statt des „Achromatismus“ sehr oft als chromatische, in einzelnen Fällen sogar stark tingierbare Substanz erscheint.

Nach vollkommener Ausziehung der Farbstoffe aber tritt

die achromatische Substanz ganz und gar farblos hervor, oder sie scheint in einigen Mitosen als solche, welche nicht vorhanden oder nicht wahrnehmbar ist.

Solche Mitosen habe ich bei ganz starker Vergrösserung in Taf. XXVI/XXVII, Fig. 16, 17 und 18 abgebildet. Sie zeigen (16) ein feinfadiges Spirem, auf der Seite liegend, mit einem randständigen Umbo (Polseite, nach Rabl), wo die Chromatinfasern anfangen und endigen; ferner (17) ein kranzförmiges, dickfadiges Spirem mit Pol- und Gegenpolseite, wo die Lagerung und Umbiegung der Chromatinfasern von beiden Seiten noch gesehen und abgebildet ist, und (18) einen metakinetischen doppelfadigen Monaster im Übergange in die diasteroide Figur, wo alle die Fäden sich zerspalten und aus den Pfitznerschen Körnchen bestehen. Nirgends eine Andeutung der achromatischen Substanz.

Allerdings wird von der achromatischen Substanz noch weiter die Rede sein und ich will jetzt noch die chromatische behandeln und einige der litterarischen Angaben darüber besprechen.

Nach der neueren Mitteilung Altmanns [1]) sollen die schon tausendmal in den verschiedenen Zeitschriften abgebildeten chromatischen Elemente „Zerstörungsprodukte" sein, hervorgerufen durch die Anwendung verschiedenartiger „saurer Fixierungs- und Tinktionsmittel". Wenn diese Meinung nicht zum Scherz ausgesprochen ist, muss ich den Altmannschen Behauptungen nicht nur entschieden opponieren, sondern aussprechen, dass auf Grund solcher „Zerstörungen" die ganze Histologie aufgebaut ist! Und da Herr Altmann von diesem ganz unglaublichen Gedanken ausgeht, so rät er uns zum Studium der Karyokinese nur „neutrale" Flüssig-

[1]) Altmann, Über Kernstruktur und Kerntechnik. Anatom. Anzeiger 1893, S. 50. Ergänzungsheft zum VIII. Jahrgang.

keiten anzuwenden, wie beispielsweise „die 2 %ige Osmiumsäure“ mit der nachfolgenden Cyaninfärbung. Und doch kann ich hervorheben, dass auch nach Anwendung der 2 %igen Osmiumsäure die chromatischen Körner und Fäden hervortreten, nur stehen sie in der Richtigkeit, Klarheit und Färbbarkeit weit den nach Flemming und Hermann fixierten Kernen nach.

Ich weiss nicht, mit welchen Objektiven Altmann arbeitete und so unglückliche Resultate erzielte. Ich sehe nur, dass auch die anderen Beobachtungen des Autors nicht stichhaltig erscheinen. Altmann meint nämlich, dass es ihm gelungen sei, dank der „neutralen“ Flüssigkeiten „die Chromatinsegmente nicht strukturlos und kompakt, wie bisher angenommen wurde“, zu sehen, sondern „aus cyanophilen Granulis und dem intergranulären Netze zusammengesetzt“ zu entdecken.

Was nun die Granula — diese schon lange bekannten Körnchen in verschiedenen Zellen anbetrifft, Körnchen, welche Altmann überall auffinden will, so sei hier bemerkt, dass die Substanz der Chromatinfäden hier und da bei den stärksten Vergrösserungen wirklich aus feinen Granulis zu bestehen scheint, hauptsächlich während der ersten Stadien der Fädenentwickelung; später aber werden die Fäden strukturlos und kompakt, oder sind nur aus zwei Schichten verschieden färbbarer Substanz gebaut. Irgendwelche Struktur aus dem „intergranulären Netze“ ist an den Fäden niemals zu entdecken, sobald sie nicht künstlich zerstört wurden. Ausser der Pfitznerschen Körnelung, welche grob und fein sein kann, findet man in Wirklichkeit nichts in der Chromatinsubstanz der Fäden.

Um endlich die Altmannsche Meinung über den Nutzen der „neutralen“ Flüssigkeiten zum Zwecke der Karyokinese noch richtiger zu prüfen, stellte ich, wie es in dem Kapitel über die Methoden angegeben ist, eine neue sehr zarte und fast neutrale

Flüssigkeit her. (Angegeben sub Nr. 13.) Mit ihr erhielt ich ebenso negative Resultate in Betreff der Altmannschen Dinge und muss dieselben als unrichtig betrachten. Wenn aber wirklich nach der Wirkung der sauren Mischungen eine Auflösung gewisser Teile von Zell- und Kernsubstanz stattfindet, und wenn doch alle Fachgenossen immer die Mischungen benutzen, so beweist dies nur, dass sonst die aufzusuchenden Struktureigentümlichkeiten unklar vorliegen. Vorausgesetzt aber, dass die Altmannsche Meinung richtig wäre, und dass seine Behauptung über die Granula und Netze als annehmbar anzusehen sei, so stellen doch am Ende des Jahrhunderts die Kenntnisse von der indirekten Zellteilung fundamentale und unerschütterte Thatsachen dar, auf welche die neuere Epoche der Histologie nur stolz sein kann.

Über die Chromatinfasern, welche früher oder später aber immer aus der Verschmelzung der Chromatinkörnchen entstehen, wurde von mir in meiner russischen Mitteilung der Satz ausgesprochen, dass sie aus zwei Substanzen bestehen: aus der inneren oder Marksubstanz und aus der äusseren oder Rindenschicht. Bei Untersuchung der pflanzlichen Zellen habe ich dasselbe wieder gesehen. Nach den Doppeltinktionen mittelst Fuchsin und Methylgrün wird die Marksubstanz rot, die Rindenschicht aber blau gefärbt, d. h. die erste ist „erythrophil", die zweite „kyanophil" (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 41, 42).

Allerdings wirken bei Doppeltinktionen, insbesondere mit Anilinfarbstoffen, die Farbstoffe gewöhnlich in der Art, dass der eine den anderen verdrängt oder sich mit ihm mischt, so dass dann die tingierten Gewebsteile nicht selten zusammengesetzte Farbentöne zeigen. Ich habe nur in einzelnen Fällen eine gute Differenzierung beider Farbentöne erhalten und lege deshalb solchen Bildern keine besondere Bedeutung bei.

Im Einklang mit dem Gesagten steht auch die Beobachtung der optischen und reellen Querschnitte der Chromatinfasern,

wo sie von der Peripherie her mit einer mehr tief gefärbten Schichte umgeben erscheinen, dagegen in der Mitte einen weniger gefärbten Punkt erkennen lassen.

Bei den Liliaceen haben die Chromatinsubstanzen, namentlich die ausgebildeten Chromatinfäden, in dem Stadium der Knäuelbildung eine Bandform, d. h. sie sind von beiden Seiten her stark platt gedrückt und machen bei der Einrollung sofort den Eindruck bandartiger Fasern (Taf. XXX/XXXI, Fig. 87). Dagegen nehmen sie in den späteren Stadien, von den Muttersternen anfangend, also dann, wenn sich die Chromatinfasern segmentiert haben, nicht selten ganz eigenartige Formen von Bläschen, Säckchen, Kolben (Fig. 92, 93, 94), oder auch von unregelmässig geteilten Klümpchen (Fig. 80, 90, 91), an, welche sich späterhin der Länge nach ausziehen, um die Stadien der Metakinese und Tochtersternphase durchzumachen.

Solche Formveränderungen der chromatischen Elemente, wobei die bandartigen Segmente in bläschen- oder kolbenartige Bildungen übergehen, kann ich nicht anders deuten, als in der schon lange von mir ausgesprochenen Weise: dass die Chromatinelemente zwar feste, aber höhlenartige Bildungen darstellen. Bemerkenswert ist dabei, dass die so zu sagen aufgequollene Chromatinmasse sich weniger intensiv färbt, und es scheint, als ob innerhalb derselben eine Verflüssigung der chromatischen Substanz statt habe, oder eine Auflockerung der sie bildenden, noch unbekannten Molekularbestandteile statt habe.

---

Die Beziehung der chromatischen Elemente zu der chromatischen Substanz, sowie die Struktur und der Entstehungsmodus der letzteren ist ebenso gut an den Eizellen der Liliaceen und den anderen Gattungen der pflanzlichen Zellen zu verfolgen.

Bereits 1874–1875 hat ein russischer Botaniker, J. Tschis-

tiakow[1]) genügend klar die achromatischen Fasern in den pflanzlichen Zellen abgebildet. Während der Zeit und in der ganzen Reihe der nachfolgenden Arbeiten wurden einerseits von Strasburger, anderseits von Flemming (für die tierischen Zellen) unsere Kenntnisse betreffs der achromatischen Substanz bedeutend erweitert. An sie schloss sich die ganze Reihe der Beobachtungen von Van Beneden, Bütschli, den Brüdern O. und R. Hertwig und mehreren anderen Autoren bis zu den neuesten, wie Guignard, Hermann, Rosen, Lustig und Galeotti, Zimmermann. Dank der Bemühungen dieser Forscher, können wir mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die sogenannte „achromatische" Substanz in Wirklichkeit chromatisch ist und aus einer Reihe von feinen blassen Fäden besteht, welche von dem Protoplasma herstammen.

Doch bei keinen in der Litteratur gegebenen Beschreibungen und Zeichnungen, bis zu den letzten Guignardschen inklusive, wo die achromatischen Spindeln und Centrosomata so klar hervortreten, kann man zu der Überzeugung gelangen, dass die achromatische Spindel aus ächten und isolierbaren Fasern gebaut ist.

Am feinsten und zartesten sind die achromatischen Fasern in den tierischen Zellen, wo sie sich eng aneinander lagern und schwer färben (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26). Bei den Siredonlarven erscheint, wie oben erwähnt, die achromatische Substanz manchmal strukturlos und homogen (man vergl. auch die Fig. 30). Fügt man aber der Fixirungsflüssigkeit etwas mehr Essigsäure zu, dann werden alle Mitosen in ihrem achromatischen Teile ganz strukturlos, alle ihre Fasern voll-

[1]) J. Tschistiakow, Materiaux pour servir à l' histoire de la cellule vegetale. Nuevo Giorn. botan. ital. 1874. — Beitr. zur Physiol. der Pflanzenzelle. Botan. Zeitung 1875.

kommen homogen, wie etwa die zartesten Bindegewebsfasern, wasserklar, colloidähnlich. Ich wage sogar auszusprechen, dass die achromatischen Fasern, ihrer chemischen Natur nach, in der That sehr den Bindegewebsfasern gleichen, wie sie auch in physiologischer Hinsicht als „Bindefasern" betrachtet werden können, weil sie im Zusammenhange mit den Chromatinelementen stehen und die einzelnen Chromatingruppen miteinander verbinden.

Dank dieser Verbindung und der von Van Beneden vorausgesetzten Kontraktionsfähigkeit jener Fasern werden die bekannten Umsetzungen und Wanderungen der chromatischen Elemente, während der Metakinese, von den Kerncentren aus nach den Polen hin, um die Tochterzellenanlage zu bilden, verursacht.

Dass zwischen den chromatischen Elementen und achromatischen Fasern eine Verbindung vorhanden ist, beweisen mir mehrere Beispiele, am vorzüglichsten die verschiedenen pflanzlichen Zellen, welche ebenfalls sehr schön die achromatischen Bindefasern erkennen lassen.

Erstens fand ich einige Male auf sehr feinen Schnitten die isolierten Mitosen, welche aus dem Zusammenhang gelöst waren und in der Zusatzflüssigkeit flottierten. Sie bestanden aus zwei chromatischen Köpfen und einem faserigen Spindelbündel dazwischen. Das achromatische Bündel verband die chromatischen Köpfe so fest, dass ich dieselben auch durch stärkeren Druck auf das Deckgläschen nicht abzutrennen vermochte. Es giebt also in gewissen Stadien der Karyokinese solch innige Verbindung zwischen den Chromatinfasern und achromatischen Elementen, dass sie wohl als zusammenhängende Einheiten betrachtet werden können. Besondere Abbildungen hiervon habe ich nicht aufgenommen, weil sie genau einigen der gezeichneten, noch in den Zellen eingelagerten Mitosen, z. B. Fig. 45, 66 (Taf. XXVIII/XXIX) und Fig. 79—80 (XXX/XXXI) entsprachen.

Bemerkenswert ist dabei, dass die Centrosomen und das

umgebende Protoplasma sich gewöhnlich nicht isolieren lassen, sondern in den Zellenhäuten liegen bleiben.

Zweitens. Die Art und Weise der Auflagerung der Chromatinelemente auf den achromatischen Bindefasern spricht dafür, dass zwischen beiden Karyobestandteilen eine Verbindung besteht — eine Thatsache, welche an den Eizellen von Lilium Martagon sehr klar zu sehen ist, wenn die Schnitte glücklich geführt sind. Die Zeichnungen 88, 90, 91, 92, 93 zeigen die Chromatinelemente mit scharf zugespitzten, manchmal keilförmigen und abgeplatteten Enden, welche bald zwischen die Bindefasern hineingelangen, bald ihnen anliegen und vielleicht mit der Substanz derselben sich verkitten. Es scheint mir sogar in der „Verbindung" ein solcher Zusammenhang zu sein, als wären die chromatischen Elemente seitliche oder direkte, jedenfalls aber lokale Verlängerungen und Ausbuchtungen oder Verdickungen der achromatischen Fasern, Verdickungen, die mit Chromatin durchdrungen sind. Umgekehrt können wir annehmen, dass es sich um eine plötzliche oder allmähliche Verjüngung der Chromatinkugeln und Brocken in ganz feine achromatische Fäden handelte, welche arm an chromatischer Substanz sind, und ganz „achromatisch" erscheinen.

Begreiflicher Weise kann ich dies nur als Hypothese aussprechen, weil es sich um so feine und schwer verfolgbare Strukturen handelt, dass es zur Zeit noch sehr gewagt sein würde, bestimmtes darüber auszusagen. Ich denke nur, dass man mit dieser, so zu sagen anatomisch-mechanischen Hypothese leichter die verschiedenartigen Anordnungen der Chromatinelemente während der Karyokinese erklären kann, als wenn wir versuchen gewisse Teile der Kerne etwa mit magnetischen Kräften u. dgl. auszustatten.

Drittens. In obigem habe ich meine Meinung über die noch nicht gesicherten Beweise betreffs der faserigen Natur der

achromatischen Fäden geäussert. Ich suchte mehrere Jahre nach Objekten, an welchen die Frage über die achromatischen Fasern ganz sicher zu entscheiden wäre. Ich fand endlich in den Fruchtknoten des Lilium Martagon, am Ende der Blüte, Eizellen in verschiedenen Stadien der Karyokinese und in den Stadien der Tochterbildung, welche mir die gesuchten Bilder ausgezeichnet klar zeigten (Taf. XXX/XXXI, Fig. 95).

Wie die citierte Figur darstellt, besteht die achromatische Substanz weder aus einer scharf begrenzten „Spindel", noch aus einer „Tonne", wie es an den anderen Figuren vorliegt, sondern aus einer schlecht begrenzten Garbe feiner Fasern, welche teils von einem Tochtersterne nach dem andern hin verlaufen (centrale Fasern), teils peripherisch liegen und im Äquator der Zellenellipsoide abgerissen erscheinen (peripherische Fasern).

In der neueren Zeit haben zum Teil Kostanecki[1]) in den Zellen der Säugetiere, hauptsächlich aber Lustig und Galeotti (l. c. Taf. XI, Fig. 19, 20) in den Carcinomzellen etwas Ähnliches in Anordnung der achromatischen Bestandteile gesehen. In den pflanzlichen Zellen sind aber alle diese Fasern viel klarer, schärfer und derber und bieten folglich ganz vorzügliche Bilder dar (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 44, 45, 66, Taf. XXX/XXXI, Fig. 84, 95).

Die von mir abgebildete Fig. 95, welche ich mehrere Male bei verschiedener Fokuseinstellung photographierte, zeigt die achromatischen Bindefasern als Fäden, welche ich am besten mit den tierischen Sehnenfasern (z. B. der Ratte) vergleichen möchte (oder mit Nervenprimitivfibrillen, denen die pflanzlichen Bindefasern auch in gewissem Grad ähnlich sehen.

---

1) Kostanecki, Über die Schicksale der Centralspindel etc. Merkel u. Bonnet, Anatomische Hefte. Wiesbaden, V, 1892, S. 251.

Verfolgt man die pflanzlichen achromatischen Bindefasern genauer, so bemerkt man ferner, dass sie gleich den angegebenen feineren tierischen Fäden mit kleineren punktähnlichen Verdickungen versehen sind und der Form nach glatte, cylindrische, ziemlich stark lichtbrechende und isolierbare Fäden sind. Sie laufen bald geradlinig, bald wellenartig, peripherisch sehr oft aufgelockert, geknickt, eingerollt, und sind, wie gesagt, nicht selten an der Äquatorialebene der Zelle unterbrochen, wo in gewissen Stadien der Karyokinese die Zellenscheidewand sich zu entwickeln beginnt.

Wo findet man in tierischen Elementen so glänzend ausgeprägte, aber zierliche, oft kaum wahrnehmbare, achromatische Kernbestandteile, wo man manchmal noch fragen muss, ob sie überhaupt in den Zellen wirklich existieren oder nicht? Die Entwickelung der Bindefasern bemerkt man bereits in den Spiremstadien (Taf. XXX/XXXI, Fig. 87) oder schon während des Ruhezustandes der Zellenkerne (Fig. 86), wo in den Zellen, um die unversehrten Kerne das Protoplasma strahlenartig angeordnet ist, während sich innerhalb der Kerne aber noch keine Spindel zeigt.

Für gewöhnlich bilden sich aus dem in Reihen gruppierten körnigen Material des Cytoplasma (Hermannsches Archoplasma) fadenähnliche Streifen, welche um die Kerne in der Form mehr oder weniger zusammengesetzter Strahlen- oder Sonnenfiguren zu Tage treten. Während der folgenden Stadien der Karyokinese, in welchen die Kernspindeln schon ausgebildet erscheinen, sieht man die archoplasmatischen Fäden in einer Verbindung mit den faserigen Bestandteilen der Kernspindeln und zwar mit den zugespitzten Teilen derselben (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 20, 23, Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 43, 45, 46, 47, am vorzüglichsten aber auf Taf. XXX/XXXI, Fig. 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94 und 95). Hier strahlen die plasmatischen Fasern fächerartig an jeder Spitze zusammen, manchmal lagern sie sich auch peripherisch der Kernspindel an und zwar einfach oder

netzartig (Fig. 79, 80, 81, 95). In einigen Fällen, sind die Fasern der Kernspindel, welche ich „Bindefasern" genannt hatte, während der Tochterbildung sehr schön ausgeprägt und grösstenteils isoliert, wie es die Fig. 84 und 95 darstellen. Somit teilt sich der achromatische Teil der Kerne während der Karyokinese wieder in rein protoplasmatische oder peripherische und in faserige, oder centrale Abteilungen, von welchen jede nun mit ihren eigenen chromatischen Kernelementen versehen ist, und zwar haften an der faserigen die chromatischen Fäden, an den protoplasmatischen diejenigen Gebilde, welche wir als Centrosomata kennen.

Es ist also wohl anzunehmen, dass jede Kontraktion der archoplasmatischen Fäden auf die Bindefasern einwirken muss, die letzteren gleiten excentrisch nach den Polen hin und ziehen die chromatischen Elemente nach den Astrosphären, wo sie sich zusammenlagern. Das Gleiten der chromatischen Elemente nebst den Fasern, wobei sie sich immer in den peripherischen Lagen der Kernspindel halten — ist eine Voraussetzung, die man umsomehr als richtig ansehen kann, als ich in der Mitte der Kernspindel eine andere Substanz fand, welche ich „Markteil" der Spindel benennen will, und welche der Träger der faserigen Teile der Spindel ist. Diesen Markteil, welcher nur sehr selten zu Gesicht kommt, weil er durch die aufgelagerten Fasern verborgen ist, bilde ich daher nur an den Fig. 43 b auf Taf. XXVIII/XXIX und Fig. 92 auf Taf. XXX XXXI ab. Er ist bei allen Methoden ganz homogen, strukturlos und achromatisch oder hat doch nur sehr wenig die Fähigkeit sich zu färben.

Wenn wir uns an die Strukturbestandteile der ruhenden Kerne erinnern, so wird ersichtlich, dass der Markteil der achromatischen Kernspindel nichts anderes ist, als ein Rest der achromatischen Kugel, welche wir auf Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 33,

34, 61 und anderen gesehen haben. So lange der Kern in Ruhezustand ist, bleibt die achromatische Kugel wirklich eine Kugel oder ein Ellipsoid, welches die chromatischen Elemente umkreisen, nebst den Fasern des Kerngerüstes, die der Kugel aufgelagert sind und sie durchziehen. Während der Kernthätigkeit aber, d. h. sobald sich die karyokinetischen Vorgänge abzuspielen beginnen, beginnt auch die achromatische Kugel ihre Form zu ändern und in den Stadien der Metakinese, öfters aber noch früher, am stärksten aber in den Stadien der Tochtersterne, verlängert sich die Kugel der Achse der Kerne nach und verwandelt sich so in die mehr oder weniger ausgezogene „Kernspindel".

Da nun sowohl die achromatische Kugel, als auch die Kernspindel wahrscheinlich ziemlich feste Bildungen sind, so scheint es mir, dass sich das Gleiten und die anderen Bewegungserscheinungen eben auf der festeren Kerncentralunterlage abspielen können. Bei Untersuchung der nüchternen Kerne können wir sogar sehen, dass die achromatische Spindel nichts weiter ist als gewissermaassen ein Kern selbst in Form einer Kugel oder eines Ellipsoides, wo die Kernkörper, sowie die Chromatinkörner nur relativ sehr kleine Räume in Anspruch nehmen (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 55b, c, d, 56, 57, 58).

Zum Schluss wende ich mich nochmals zu den sogenannten Centrosomata, weil sie während der in Rede stehenden karyokinetischen Stadien am besten zu sehen sind und ohne Zweifel in engster Beziehung zu den Vorgängen stehen, welche in der achromatischen Kernspindel stattfinden.

Nachdem ich den Ursprung der Centrosomen aus den Kernkörpern und die Auswanderung derselben in das Cytoplasma gezeigt habe, bleibt mir noch übrig, ihr Verhalten in diesem und ihre physiologische Bedeutung für die Karyokinese zu beleuchten.

Dass diese Elemente sehr kleine Dimensionen haben, beweisen sowohl meine Zeichnungen (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 20, 23, Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 43 *a*, 45, 46, 47, 55b, 61 *a*, *b*, 63,

65, Taf. XXX/XXXI, Fig. 78, 89) als auch die Abbildungen anderer Autoren, von Flemming und Hermann anfangend. Nur in den Eizellen verschiedener Tiere (wenn man die sogenannten „Polzellen", „Polkörperchen", „Polarelemente" mit dem Centrosoma ohne weiteres identifizieren kann) finden sich grössere Centrosomata. Auch bei der Sida crystallina nach Häcker, dann in den pflanzlichen Eizellen, nach Guignard, sollen diese Körperchen eine grössere Dimension haben.

Was den Häckerschen Befund betrifft, so habe ich meine Meinung darüber ausgesprochen. Bezüglich der Centrosomata in den pflanzlichen Eizellen finde ich auch, dass sie viel kleiner sind, als es an den pflanzlichen Abbildungen Guignards dargestellt ist. Die grössten Centrosomata, welche ich an meinen Präparaten fand, bildete ich in Fig. 87, unten, ab.

Wie es scheint, sind diese Elemente meist kugelig und liegen bald einzeln, bald geteilt innerhalb des hellen Hofes, welcher „Astrosphäre" genannt wird. Die Astrosphären mit den ausgewanderten Nucleololi oder Centrosomen stellen die Punkte dar, wo die archoplasmatischen Strahlen einerseits und die Bindefasern der achromatischen Spindel andererseits zusammenstossen. Was sollen nun diese rätselhaften Gebilde darstellen?

Um der Lösung der Frage näher zu kommen, erlaube ich mir folgende neue Beobachtung mitzuteilen.

An meinen Präparaten habe ich einige Male gesehen, dass die „kugeligen" Centrosomen nur von der Oberfläche betrachtet als solche erscheinen. Bei tieferer Einstellung bemerkt man dagegen eine Fortsetzung des gefärbten Punktes in die Tiefe der Centrosphäre, wie man es z. B. an Querschnitten der Achsencylinder der Nervenfasern sehen kann.

Ich will also hinzufügen, dass, obschon die Centrosomata von kugeligen Gebilden herstammen und nach dem Eintritt ins Cytoplasma ebenfalls „kugelig" zu sein scheinen, sie wahrscheinlich trotzdem eine ovoide, längliche, sogar stäb-

chenartige Form besitzen. Sie machen bisweilen den Eindruck als ob sie, wie kurze Stiftchen, an welche die achromatischen Bindefasern befestigt wären, in das Zellenprotoplasma hinein gingen.

In einigen Fällen fand ich sogar an Stelle der allgemein angenommenen kugeligen Gebilde schleifenartig geknickte kurze Chromatinfäden, welche durch die Spitze der achromatischen Spindel hindurchgingen, und an der anderen Seite derselben heraustraten (Taf. XXVI/XXVII, Fig. 19, an der oberen Spitze der Spindel).

Dass hier ein chromatisches Element in die achromatische Substanz eingelagert ist, nicht aber umgekehrt, wie man es gewöhnlich beobachten kann, das liegt beim Betrachten der angegebenen Figur auf der Hand.

Nicht selten kommen auch bei den pflanzlichen Zellen, am meisten in den Zellen der Viciawurzeln, solche Bilder vor (Taf. XXVIII/XXIX, Fig. 33 *B*, 44 *b*), wo an den Spitzenteilen der Tochtersterne, welche die Form der Maiglöckchen haben, an Stelle der Centrosomen einzelne Chromatinfäden liegen. Die Fäden verhalten sich zu den Sternen, wie Stiele zu den genannten Blumen, und müssten gewiss im Querschnitte als wahre centrosomale Punkte erscheinen (man vergleiche z. B. Fig. 45, 46, 47). Leider weisen alle diese Beispiele nur darauf hin, dass unsere Kenntnisse der Centrosomen (und auch der anderen Gebilde, die ihre Stelle vertreten können) bei weitem noch nicht erschöpft sind und weiterer Untersuchungen bedürfen, wie auch ihre Beziehung zu den achromatischen Fasern noch immer unklar bleibt.

Strasburger meint von den achromatischen Spindelfasern, dass sie nur das Substrat für die aktiven Bewegungen der Chromatinfäden bilden. Die Kontraktionsfähigkeit der achromatischen Fasern, welche sich von Pol zu Pol kontinuierlich verfolgen lassen, giebt Strasburger nicht zu. Die achromatischen Ele-

mente sollen nach ihm (wie es Schleicher und ich seinerzeit vorausgesetzt haben) eine aktive Bewegung haben und die Beteiligung der Centrosphären bei der Bewegung besteht in einer chemotaktischen Reizwirkung.

Aber was die Frage nach dem Chemotropismus anbelangt, so hatte ich kürzlich in der Zeitschrift für Mikroskopie angegeben, inwieweit die chemotaktischen Bewegungen immer an den Lebensprozess gebunden sind. Sie vollziehen sich ebenso gut auch an abgestorbenen Elementen, wie aus meiner Arbeit „Blut und Jodsäure" hervorgeht. Es ist allerdings wohl anzunehmen, dass sich während der Karyokinese unter anderen auch die chemotaktischen Bewegungen abspielen, aber ihre Einflüsse und Ziele bleiben für uns noch unklar.

Endlich bemerkte ich in einzelnen Fällen an der Stelle der Centrosomen nur die Reste von Chromatinmasse in Form einiger rundlicher Körperchen an der Spitze der achromatischen Spindel, umgeben von einem Hofe, wie an der Fig. 60, unten gezeichnet ist.

Zellteilung. Zum Schluss meiner Untersuchung will ich einige Beobachtungen über Zellteilung mitteilen, weil ich im Laufe meiner Untersuchungen der tierischen und pflanzlichen Zellen grosse Mengen von solchen antraf, welche sich in den verschiedensten Stadien der Abschnürung fanden. Die besten Bilder gaben mir auch in dieser Beziehung die Zellen der Epithelschichten, die hellen und pigmentierten Bindegewebszellen, manchmal die Elemente der Chorda, sowie die Leidigschen Schleimzellen.

Die letzteren grossen Zellen, die ich in erster Linie besprechen will, zeichnen sich bekanntlich dadurch aus, dass ihr Inhalt, gleich anderen Schleimdrüsenzellen, mucinös metamorphosiert ist, der schleimige Inhalt ist klar, wasserhell, homogen, grösstenteils nicht färbbar, weshalb die Zellen, sobald sie mit Schleim gefüllt sind, als grössere runde oder ovoide weissliche

Elemente unter den anderen mehr oder weniger gekörnten Epithelzellen erscheinen.

Ich bemerkte in den Schleimzellen, während der Karyokinese, eine Besonderheit, welche noch nicht beschrieben ist, die aber wohl eine Bedeutung hat; jedenfalls für die Zellteilung der schleimig metamorphosierten Elemente sehr charakteristisch und für die Lehre über die Zellen wichtig erscheint.

An Fig. 20 der Taf. XXVI/XXVII sehen wir eine Leydigsche Zelle, welche fast vollkommen schleimig metamorphosiert ist, nur in der Peripherie (an der Figur rechts) ist das Protoplasma noch erhalten. Der protoplasmatische Teil der Zelle wurde zweifellos durch den Schleim seitlich verdrängt und ist hier mit zwei freien Kernkörperchen halbmondförmig angesammelt, wie es Stöhr für die Zellen der Schleimdrüsen gesehen und beschrieben hat. In wie weit der Zustand als physiologisch anzuerkennen ist — dies ist eine Frage, auf welche ich hier nicht eingehen will. Ich weise auf die Zellen nur deshalb hin, weil in ihnen oft ganz unerwartet karyokinetische Bilder auftreten. Wie die Fig. 20 zeigt, trägt die grosse Schleimzelle eine gut entwickelte Kernspindel mit Centrosomen und Astrosphären und ausserhalb der Spindel die chromatischen Tochtersterne, welche ganz regelmässig aufgelagert sind. Nur finden sich alle die chromatischen und achromatischen Bestandteile nicht in dem excentrisch gelagerten Zellenprotoplasma, sondern innerhalb der Schleimmasse, die die Zelle füllt.

Ich vermag diese interessante Thatsache nicht anders zu erklären, als durch die Vorausetzung, dass hier keine Schleimmetamorphose des Plasma, sondern eine postkaryolitische Schleimveränderung des Kerns vorliegt. Eine ähnliche Erscheinung finden wir auch in einem der Tochterkerne (oberer Kern) in der sich teilenden Zelle der Fig. 28. Der Kern ist hier kleiner, gleicht aber dem der Fig. 20, ist wasserhell, colloid-

ähnlich und aufgebläht. Man findet in ihm sehr wenig Chromatinschleifen in den Stadien der Tochterspirembildung. (Ein Teil der Chromatinfäden ist vielleicht abgeschnitten.)

Somit glaube ich, dass in der Fig. 20 die äusserst stark abgeblasste helle Kugel, innerhalb welcher die Tochtersternfigur ausgebildet ist, einen Kern darstellt, in welchem nach dem Vollenden der Tochtersternbildung eine schleimige Metamorphose eingetreten ist. Von den Kernbestandteilen, welche während der Ruhe vorhanden waren, finden wir dort nur die Kernkörperchen in dem halbmondförmig verdrängten Zellplasma, die wahrscheinlich aus dem Kern herauswanderten, während die anderen gleichen Gebilde in die Centrosomata sich verwandelt haben, und nun an den Spitzen der achromatischen Figur unversehrt erhalten sind. Die weiteren Schicksale der so veränderten Schleimzellen bleiben mir zur Zeit unbekannt, sowie ich auch nicht sagen kann, ob solche gänzlich schleimmetamorphosierte Zellen sich vollständig teilen können oder nicht.

Indem ich zu den Zellen übergehe, die ohne alle Hindernisse zur Teilung fähig sind, verweise ich hier (für die tierischen Gewebe) auf die Fig. 24, 25, 26, 27 und 29, wo die verschiedenen Stadien der Teilung abgebildet sind. Beim Besehen des Zellenprotoplasmas bemerken wir nie die „Zwischenkörperchen“ Flemmings, wohl aber die „achromatischen“ Fasern in der sehr fein gekörnten Zellsubstanz.

Die Fasern sind stark gefärbt, sie sind überaus dünn und stehen in gewissen Stadien der Karyokinese mit den Chromatinfäden in Verbindung. Dies erkennt man vollkommen klar aus Fig. 25, wo die „achromatischen“ Fasern in der Form feiner, wellenartiger, stark violett gefärbter Fäden von einem Tochterstern nach dem andern hinziehen. Dasselbe sieht man auch an der Fig. 26, wo die „achromatischen“, respektive „protoplasmatischen“ Fasern noch dünner sind und nicht so klar ununterbrochen durch den Einschnürungsteil der Zelle verlaufen.

Die chromatischen Fasern beginnen schon zusammenzufliessen (Fig. 25) und zwar an dem ausgeschnittenen Teile der Tochtersterne. An der Fig. 26 aber ist das Zusammenfliessen so weit fortgeschritten, dass von den Fasern nur wenige übrig geblieben sind, welche offenbar verdickt und abgekürzt erscheinen.

An den Fig. 24, 27, 28 und 29, wo die sich einschnürenden Zellen dem Stadium der Fig. 26 entsprechen, enthalten sie nur die einfachen und zweifädigen Tochterknäuel (Fig. 24, 27, 28), an dem viel weiter fortgeschrittenen Stadium, Fig. 29, die zweifädigen Tochtersterne — alle Figg. 27 und 28 oben, mit stark gefärbten Pfitznerschen Körnchen. Und doch zeigen alle diese Zellen, eben so wenig wie die der Figg. 25, 26, keine „Zwischenkörper", sowie auch keine „achromatischen" Fasern, welche nur an Fig. 24 zu sehen sind. Hier treffen wir sie wieder in dem Verbindungsstiele in Form äusserst dünner, schwach gefärbter Fäden an, welche sehr eng aneinander liegen und sich nur schwer erkennen lassen. An den Zellen der Säugetiere, wo die Kerne bekanntlich viel kleiner sind, bemerkt man dieselben Bilder, wie uns die Beobachtungen Kostaneckis „über die Schicksale der Centralspindel" erkennen lassen (l. cit. Nr. 57, sowie Bd. I, 1891). Mit der Zeit aber, wo die Verbindungsstiele noch schmäler oder dünner werden und sich endlich ganz abschnüren, entdeckt man nur die Reste von achromatischen Fasern innerhalb der Tochterelemente — als faserige Anlage für die nachfolgenden karyokinetischen Vorgänge, welche sich in den Tochterzellen ihrerseits abspielen werden.

Über den Flemmingschen „Zwischenkörper" äussern sich die Autoren derart, dass sie bald existieren, bald nicht; nach Flemming selbst, Van Beneden und anderen sollen sie die Äquivalente oder Homologa der pflanzlichen Zellplattenanlage darstellen — eine Ansicht, welche auch Lustig und Galeotti teilen (op. cit. pag. 242). Balbiani, Bütschli, Carnoy, M. Heidenhain und andere sprechen von den Kör-

perchen nicht, wohl aber von einer Art der Differenzierung der Verbindungsfasern, von den „Verdickungen" derselben an der Äquatorialebene der sich teilenden Zellen. — Lustig und Galeotti weisen auch darauf hin, „dass im Diaster oder in der ersten Periode des Dispiremas sich oft in dem mittleren Teile der Centralspindel Verdickungen von verschiedener Gestalt zeigen, „welche sich intensiver, aber auf dieselbe Weise färben, wie die Centralspindel". Es scheint den Autoren aber — und hierin stimmen sie mit Flemming überein —, „dass diese Bildungen mit den Zwischenkörperchen nichts gemein haben" (l. cit. pag. 243).

Was meine eigenen Beobachtungen anlangt, so kann ich mich in Betreff der angegebenen Dinge nur in der Art aussprechen, dass die „Zwischenkörperchen" Flemmings wahrscheinlich nur die Reste jener chromatischen Körnchen (und vielleicht auch der Dotterkörner) darstellen, welche sich an der Bildung der Chromatinfäden beteiligen. Daher werden sie bald zu Gesicht kommen, bald nicht, wenn sie ganz und gar verbraucht erscheinen. — Bezüglich der „Verdickungen" aber, welche mehrere Autoren gesehen haben wollen, war ich bis jetzt an den tierischen Zellen „unglücklich": ich habe sie niemals gesehen und in allen den von mir gemachten Objekten zeigten sich mir die „Verbindungsfasern", oder die „Bindefasern" in ihrer ganzen Länge in der Form glattrandiger Fäden. Zwar hatten sie hier und da mehr oder weniger verdickte Stellen in ihrer Substanz, doch waren die Verdickungen bei weitem nicht nur in der Äquatorialebene der Zellen zu finden, wo eben die Anlage von Zellplattenrudimenten vorhanden sein sollen, sondern überall an den Zellen zerstreut[1]).

[1]) Bekanntlich glauben einige Autoren nach der Angabe von Schleicher (op. cit. Nr. 46) in den Knorpelzellen die angegebenen Platten oder die Zellenscheidewände besser zu sehen. Doch sind die Untersuchungen Schleichers ziemlich alt und bedürfen daher neuerer Bestätigungen.

Anders verhält sich die Sache an den pflanzlichen Zellen, wie es aus den vielen Zeichnungen von Strasburger und mehrerer anderer Beobachter hervorgeht. Hier findet man die vermeintlichen Körnchen immer als wirkliche Verdickungen der achromatischen Fasern und zwar zuerst in einfacher Reihe, später aber als zwei gerade in der Äquatorialebene der Zellen liegende Gebilde, welche die Anlage für die Zellenplatte oder die Scheidewände zwischen den sich entwickelnden Tochterzellen bilden. (Man vergl. meine Figuren 33, 40, 44*a*, 60, 81.) An Fig. 44*a* sind ungemein klar zwei Reihen von Verdickungen am Ende jeder achromatischen Faser infolge der Querteilung jener „Körnchen" in der Ebene des Äquators zu sehen. Dazwischen erscheint ein hellerer Streifen, welcher später in die Cellulosequerwand verwandelt wird, wie die Reaktion mittelst Chlorzinkjod in evidentester Weise zeigt. Dass das eigentliche Protoplasma der Zellen auch einen noch unbekannten Anteil an der Bildung der Scheidewände nimmt, beweist meine Abbildung 45, welche eine Viciazelle in dem Zustande der Tochterbildung darstellt. Manchmal finden wir die Scheidewände sehr dünn aufgelagert (Fig. 59 und 82), sowie aus drei Reihen gefärbter „Körnchen" entwickelt. An den Endteilen der Scheidewände entdeckt man sehr oft viel dickere Ansammlungen färbbarer Masse, welche für gewöhnlich die Form kleinerer Sicheln oder Halbmonde hat (Fig. 59 und 82). Die verdickten Stellen sind nun die Ansammlungen „unbekannter" Substanzen, welche nach Strasburger sich in die Kernkörperchen verwandeln und so diese Kernbestandteile aufs neue sich entwickeln lassen sollen. Leider kann ich die Behauptung des bekannten deutschen Botanikers nicht bestätigen und glaube, dass jene Ansammlungen nur dem Zellplasma angehören und wohl vorübergehender Natur sind. In den tierischen Zellen, mögen sie klein oder gross sein, kommen die Ansammlungen niemals vor.

Kurzer Anhang betreffend einige regressive Erscheinungen in den Zellen des Embryosackes. Bekanntlich gehen die Meinungen über die Entwicklung des Griffels bis jetzt noch so weit auseinander, dass nach einigen Beobachtern das Griffelgewebe von den Blättern herstammt, während sich nach anderen an der Entwicklung des Griffels die Stengelgewebe beteiligen sollen.

Für die tierische Histologie hat diese Kontroverse keine besondere Bedeutung, deshalb will ich auf sie nicht weiter eingehen. Wohl aber sei hier von einigen bemerkenswerten Erscheinungen regressiver Natur während der Entwicklung des Griffels und Embryosackes Erwähnung gethan, weil sie einerseits allgemeines histologisches Interesse haben, andrerseits vielleicht auch unsere Kenntnisse über die Entwicklungsquelle des Griffels etwas erweitern können.

An Längsschnitten durch die Anlage des Griffels mit dem Fruchtknoten, entnommenen von einen Spec. des „Lilium longiflorum flav.“, bemerkte ich sowohl in länglich ovoiden Räumen, wo später die Eizellen erscheinen, als auch in deren Wänden eine grosse Menge von Zellen, von welchen ein Teil in progressiven Stadien der Entwicklung befindlich war, während der andere Teil sehr regelmässig sich vollziehende regressive Vorgänge zeigte.

Von den progressiv sich verändernden Elementen sieht man mehrere grosse epithelähnliche Zellen, welche sehr oft 2 bis 3 grosse, runde Kerne in sich enthalten mit stark entwickelten Chromatinkörnchen und -Balken, die netzartige Gerüste und verschiedene Vorbereitungsformen bilden. Eine kleinere Menge der Kerne zeigt die fadige Metamorphose, wie Knäuel, Sterne, Tochterfiguren u. dgl. Aber schon in diesen sich progressiv entwickelnden Elementen sieht man verkleinerte und zusammengeschrumpfte Kerne, wie auch die Zellen selbst als verkleinert, abgerundet und gefaltet erscheinen.

Die Elemente aber, welche ich in regressiver Veränderung fand, zeigen mir folgende Bilder: 1. Normal grosse und stark mit Reservestoffen gefüllte Zellen in der Wand des sich entwickelnden Embryosackes und in der mittleren Scheidewand desselben, wo die Anlage des Stylus sich findet, mit stark gefärbtem, aber verkleinertem und geschrumpftem Kern, welcher die einzelnen Chromatinkörner nicht erkennen lässt. 2. Grosse, abgeplattete, epithelähnliche Zellen, in welchen die Reservestoffe schon gänzlich verbraucht sind, mit grösserem, hellerem, abgeplattetem Kern. Dieser erscheint noch geschrumpfter, mit ausgezackten Rändern infolge der starken und unregelmässig gefalteten Kernmembran. Die Kernsubstanz ist noch gut färbbar, besteht aber aus sehr feinkörniger, fast homogener Masse, ohne normale Chromatinkörnelung und ohne Kernkörper. Solche Zellen bemerkt man in der Zellenschichte, welche sich nahe dem Hohlraume befindet. 3. In der folgenden Reihe, nach dem Hohlraum zu, findet man Zellen, welche noch mehr abgeplattet sind, ebenso wie die in ihnen befindlichen Kerne. Die Kerne scheinen nämlich als stark plattenartig ausgedehnte und an den Rändern überall ausgeschnittene Bildungen, sie sind weniger färbbar, fast homogen oder feinkörnig und stark vakuolisiert, weshalb sie das Aussehen eines siebartig durchlöcherten, sternförmigen und atrophierten Plättchens haben, ohne jede Spur von Kernkörper. 4. Zellen, welche endlich nur eine Andeutung der Kerne zeigen. Die Kernkörper fehlen ganz und gar. Die plättchenartigen Kernreste haben fast ganz die Fähigkeit zur Färbung verloren, und sind vollkommen atrophiert, wie die Zellsubstanz selbst.

Alle diese Zellen mit ihren Kernen erscheinen sehr charakteristisch und können selbst bei schwächerer Vergrösserung unterschieden werden. Besonders ihre abgeplatteten, durch-

löcherten, an den Rändern ausgeschnittenen Kerne treten klar hervor. Dass nun diese Gebilde sich in regressiver Veränderung befinden und ganz eigenartige pflanzlich-atrophische Prozesse eingegangen sind, um endlich zu Grunde zu gehen, liegt auf der Hand.

Ich erkläre die beschriebene Erscheinung derartig, dass während der Entwicklung des Embryosackes und des Griffels auf Kosten des Stengelgewebes, ein Teil der Zellen progressiv sich verändert, um die Knospensamen, Samen und den Stil aus sich zu bilden; während die anderen benachbarten Elemente der regressiven Metarmorphose anheimfallen, um den nötigen Raum für die sich bildenden Samen herzustellen. Solche Beispiele, wo die progressiv und regressiv sich vollziehenden Prozesse fast gleichzeitig und an gleicher Stelle stattfinden — kommen nicht selten sowohl in der tierischen, als auch in der pflanzlichen Entwickelungsgeschichte vor und gehören somit gar nicht zu den unerwarteten physiologisch-pathologischen Vorgängen.

## Nachträgliche Bemerkung über die achromatische Substanz und die Centrosomen bei den Säugetieren.

Da die Säugetiere und deren Embryonen infolge der Kleinheit ihrer Elemente und Kerne sich weit weniger für Untersuchung der Karyokinese eignen, so benützen wir die Tiere seltener und nur zu ganz speziellen Zwecken. Wenn schon bei grossen Kernen, wo die Chromatinfasern wie dicke Schnüre aussehen und wo sich die achromatischen in Form von gut erkennbaren Fäden verfolgen lassen — da die Entscheidung über eine Reihe von Fragen sehr schwer ist —, so wird dies selbstverständlich noch schwerer bei den kleinen Elementen, wo beide Arten von Fasern viel dünner sind.

Nach der Beendigung der vorstehenden Arbeit injizierte ich

zu anderen Zwecken, drei eben neugeborenen Kätzchen verschiedene Fixierungsmittel in die Blutgefässe, härtete sodann die Gewebe in denselben Flüssigkeiten nach und färbte sie endlich so, wie es im methodologischen Teile meiner Arbeit dargelegt worden ist. Es gelang mir überall trefflich konservierte Mitosen aufzufinden, wo nicht nur die chromatischen Elemente, sondern auch die „achromatischen" Kernspindeln und sogar die Centrosomen vollkommen klar hervortraten.

Am schönsten und klarsten fand ich kleine zierliche achromatische Kernspindeln mit dem Centrosoma versehen in gut gespannten dünneren Membranen, wie in der Pia, Pleura, dem Mesenterium- und Omentum — nach Injektion und Einlegen in essigsaurem Sublimat und Färbung durch Fuchsin.

Die chromatischen Fasern liessen in den Stadien des Knäuels, der Muttersterne, Metakinese und der Tochtersterne keine Besonderheiten erkennen; die metakinetischen Figuren sind sehr klar und das Auseinanderweichen der Fasern vollzieht sich nach der Art regelmässiger Klammern ⁀⁀, wie es in meiner Tafel XXVIII/XXIX nach pflanzlichen Bildern gezeichnet ist, nur eben ganz en miniature. Ebenso klein, regelmässig gebaut und gut gefärbt erschienen die Kernspindeln. Sie sind wieder gar nicht „achromatisch", sondern sehen immer hell-rosa, manchmal tief-rosa aus, haben linsenförmige, doppelkonvexe Form mit scharf zugespitzten Enden, wo die Centrosomata ihre Lage finden. Nicht selten aber trifft man die Kernspindeln unregelmässig, sie haben bald ovoide, bald kurzcylindrische Formen mit abgestumpften Enden, oder sie wurden S-artig, wurmartig gebogen, immer aber sehr dick oder breit. Bemerkenswerth ist dabei, dass die Centrosomata gross sind im Vergleich mit den kleinen Dimensionen der Kernspindel und auch genügend tief gefärbt erscheinen. Sie sind bald kugelig, bald kurzstäbchenförmig und ganz kompakt ohne Andeutung irgend welcher Struktur, wie die Kern-

körperchen, denen sie gleichen. Die „achromatische" Kernspindel — welche man mit einem ovoiden Kern vergleichen kann —, zeigt nur sehr zweifelhafte Fäden. Meistens erscheinen die Spindeln homogen oder strukturlos. Es liegen hier so überaus feine und dünne Gebilde vor, dass sie mittelst der heutigen Hilfsmittel kaum wahrzunehmen sind.

Als meine Arbeit schon bei der Redaktion eingereicht war, erhielt ich das 2. Heft des 43. Bandes des Arch. für mikroskop. Anat., wo in einem Aufsatze „Über die Spezifität der Zellteilung" D. Hansemann auf vermeintliche Unterschiede in den Mitosenbildern hinweist, welche bei den verschiedenen Zellen und Tieren zu bemerken sein sollen und die man als „spezifische" betrachten könne. Ich glaube aber, gestützt auf meine im Laufe mehrerer Jahre und an verschiedenen Tieren ausgeführten Untersuchungen, wo ich die ganze Kollektion der karyokinetischen Objekte und deren Photographien erzielen konnte, dass die von Hansemann vermutete Spezifität der Mitosenbilder kein so bedeutungsvolles Charakteristikum ist, dass man daraus physiologische Folgerungerung ziehen könnte.

Dies beweisen hauptsächlich die Abbildungen von Hansemann selbst, von welchen einige gut sind (Taf. XIV, Fig. 1—5), wenn auch etwas Unbekanntes an ihnen nicht zu sehen ist; andere sind ziemlich schlecht ausgefallen (Fig. 6, 9, 10, 11, 12, 14) und zeigen ebenfalls nichts Bemerkenswertes. Ich sehe in dem Aufsatze von Hansemann nur den Wunsch etwas „Neues" über Karyokinese mitzuteilen; da aber jener Prozess fast nach allen Seiten hin schon genügend beleuchtet ist, so wird es verständlich, dass ein solcher Wunsch meist nur zur Wiederholung älterer Sachen führen muss.

Zwischen den tierischen und pflanzlichen Zellen sind bezüglich der in ihnen vorkommenden Mitosenbilder keine strengen Unterschiede zu bemerken und man findet in den tierischen,

wie in den pflanzlichen Elementen die gleichen Kardinalformen, nämlich: Netze, Knäuel, mono- und dicentrische Sterne metakinetische Bilder u. s. f. — alle in Vereinigung mit dem sogenannten achromatischen Fasersystem und den noch nicht ganz klaren Centrosomen, von welchen die achromatischen Fasern abgehen, was am schärfsten bei den pflanzlichen Zellen zu sehen ist —, ein Umstand, welcher besonders charakteristisch ist. Aber ich bemerke gleichzeitig, dass eventuell die Säugetiermitosen in ihren metakinetischen Formen sehr denen der pflanzlichen Zellen gleichen können! Wo bleibt da „das Prinzip der Spezifität" der Mitosen? Nur an schlechten Zeichnungen und schlechten Photographien ist diese „Spezifität" nicht selten zu entdecken. Einige kleine Unterschiede in der Form und der Lagerung der Chromatinfasern und der achromatischen Substanzen — je nachdem die Zellen rund, spindelförmig oder abgeplattet sind und je nachdem sich später in ihnen eine Scheidewand entwickelt oder nicht — das ist alles, was ich in der „Spezifität" der indirekten Teilung verschiedener tierischer und pflanzlicher Zellen wirklich annehmen kann. Ich meine deshalb, dass die Hypothesen über solche „Spezifität" der Zellen etwas gar zu fein sein möchten.

März-April 1894. M. L.

# Tafel-Erklärung.

Die beiliegenden Figuren sind teils in bekannter Weise nach den Präparaten gezeichnet, teils wurden die Objekte photographiert, sodann nach den Negativen auf dem entsprechenden Papier schwach kopiert und mit der Hand gemalt. Die Figuren 1—32 sind Axolotllarven entnommen, 33—66 von den Wurzeln der Vicia Faba und die Fig. 67—95 von Lilium Martagon. Alle sind mittelst Reichertscher Apo- und Semiapochromate in Verbindung mit dem Compensativ aufgenommen. Die Behandlungsmethoden werden bei Beschreibung der Figuren kurz angeführt.

## Tafel XXVI/XXVII.

Fig. 1. Übersichtsbild des Epithelüberzuges der halbierten Flosse von einer 1 cm langen Siredonlarve. Flemmingsche Flüssigkeit, Fuchsin-Gentianafärbung. Ap. 4/8 mm, Comps. 6. Die unterliegenden Gefässe, Muskel- und Nervenfaserzellen sind weggelassen, wie die Conturen der Epithelzellen ihrer Helligkeit wegen nicht angedeutet. *A* entspricht dem Spitzenteile der Flosse, *B* der proximalen Partie. Die lilagefärbten grossen Epithelzellenkerne zeigen Vorbereitungen zur Teilung und in verschiedenen Stadien sich findende mitotische Bilder. Im Zellenprotoplasma, wie in den Kernen, erkennt man viele Dotterplättchen und Dotterkörner. Dieselben sind alle durch Fuchsin rot gefärbt und lassen sich klar von den anderen Kernbestandteilen unterscheiden. Die unregelmässig strahligen und sich verästelnden roten Zellen sind Bindegewebselemente, welche ebenfalls Dotterkörner in sich enthalten.

Fig. 2—10. Isoliert abgebildete Epithelzellen und eine (10) Bindegewebszelle bei Obj. 8*a* und Comps. 6. Hermannsche Lösung. Dahlia-Fuchsin. Rote Dotterkörner liegen innerhalb des Zellenplasmas und in der Substanz der Kerne, schwarze Fetttropfen nur im Protoplasma der Zellen. Die Nukleolen haben eine mehr lila-rötliche Färbung, in Zelle 3 mit Vacuolen. Die Protoplasmastruktur ist nicht gezeichnet.

Fig. 11*a*, *b*. Dieselben Epithelzellen noch stärker vergrössert: Semiap. 1/12, Comps. 8. Innerhalb des Kerns sub *a* viele Dotterkörner, während im Kern *b* vier Nucleolen, deren zwei sich amitotisch teilen. Die Kernsubstanz ist im ersten Vorbereitungsstadium zur Umwandlung der chromatischen Elemente. In dem Zellenplasma sind nur die Dotter- und Fettkörner abgebildet, alle alle anderen Strukturen sind weggelassen.

Fig. 12*a*, 13, 14. Struktur freiliegender Kerne nach Essigsäuresublimatwirkung. Semiap. 1/12, Comps. 8. Dahlia-Fuchsin. Die Kerne enthalten einfach rundliche und verästelte, sowie sich teilende Nucleolen innerhalb des Chromatin-Liningerüstes und im Zusammenhange mit demselben. 13, 14 Kerne in den Vorstufen der Spirembildung, die Entwicklung der Chromatinfäden.

Fig. 14*a*, *b*, 15*a*—*f*. Zusammensetzung der Chromatinfäden (Chromatinfasern) auch Chromatinkörnchen oder „Chromosomen", isoliert bei Semiap. 1/18, Comps. 12, dargestellt. Hermannsche Fixierung. Fuchsinfärbung. — Sub 15 — die einzelnen Kernkörperchen: *a*, *e* — einfache, *b*, *d* — sich teilende, *e*, *f* — sich verästelnde und untereinander verbindende, ohne und mit Centrosoma innerhalb der Vakuolen (*a*, *b*, *c*). Safraninfärbung.

Fig. 16, 17, 18. Ein feinfadiges Spirem von der Seite gesehen — 16; ein kranzförmiger dickfadiger Knäuel en face — 17; und eine metakinetische Form des zweifadigen Sternes (Übergangsform in die dicentrische Sternfigur) — 18. Härtung in Flemmingscher Flüssigkeit und Färbung mittelst Fuchsin. Keine Andeutung der achromatischen Substanz und der Kernkonturen inclusive des Kernes sub 18, welcher einer Leidigschen Schleimzelle entnommen ist. Alle Fäden der letzteren Figur zeigen Längsspaltungen und Pfitznersche Körnelungen. Semiap. 1/18, Comps. 8.

Fig. 19, 20, 21. Zwei gewöhnliche Epithelzellen und wieder eine Leidigsche Schleimzelle (20) im Zustande der Tochtersternbildung. In allen Zellen die achromatische Kernspindel mit dem gefärbten homogenen Markteil und peripherisch gelegenen Fasern, Centrosphären (19, 20) und Centrosomen innerhalb der Sphäre (20). Die Zelle 19 enthält viele Dotter- und Fettkörner, die Zelle 20 zeigt ihr Protoplasma nach der Seite hin halbmondförmig verdrängt und lässt die chromatische Sternfigur mit der Kernspindel, die Centrosphären und Centrosomen innerhalb der Schleimmasse erkennen. Weiteres siehe im Text. Flemmingsche Fixierung. Fuchsinfärbung Vergrösserung wie oben.

Fig. 22, 23. Eine dicentrische und eine monocentrische Sternfigur mit normal entwickelter Kernspindel, nach Fixierung in Hermannscher Lösung und Gentianaviolettfärbung. Bei 23 sind an den Spitzenteilen der Spindel die Centrosomata und Protoplasmastrahlen zu sehen.

Fig. 24, 27. Zwei sich teilende Zellen, deren Chromatinfäden in den Tochterknäuelsternen gruppiert sind. Von der achromatischen Substanz sind nur überaus feine Fäden in dem Verbindungsstiele der Fig. 24 bemerkbar. — Keine Centrosomen und keine Zwischenkörperchen dazwischen.

Fig. 25, 26. Zwei sich teilende Zellen, in welchen sich die achromatischen Fasern zwischen den chromatischen ganz klar erkennen lassen. Die chromatischen Tochterkerne befinden sich im Rückbildungsprozess und ihre Fäden fliessen zusammen. In Fig. 26 Reste von Protoplasmastrahlen.

Fig. 28, 29. Noch zwei sich teilende Zellen, von welchen 28 in der oberen Hälfte einen schleimigmetamorphosierten Kern mit wenigen Chromatinfäden, in der unteren Hälfte einen normalen Kern mit den gespaltenen Fäden enthält, die aus kugelförmigen Pfitznerschen Körnern bestehen. Dasselbe

in der halbierten Zelle 29 mit den Tochtersternfiguren. Die Fig. 24, 25, 26, 27, 28 und 29 sind wie Fig. 22, 23 behandelt und bei den Semiap. 1/18, Comps. 8 gezeichnet. Ein Stich ins Rosa rührt von der Eosinnachfärbung her.

Fig. 30. Eine Bindegewebszelle mit Kern im Monasterstadium. Achromatische Substanz ohne bemerkbare Struktur. Dahliafärbung. Semiap. 1/18, Comps. 12.

Fig. 31, 32. Zwei Epithelzellenkerne mit gefärbtem Gerüste und den strahlenartigen Abdrücken an der Oberfläche, die teils an geteilte Kanäle auf dem Kerne, teils an die Chromatinfäden erinnern. Dieselbe Färbung. 1/12, 8.

## Tafel XXVIII/XXIX.

Fig. 33 und 60. Ein Längs- und ein Querschnitt der Wurzeln von Vicia Faba. Ersterer (33) ist mit Flemmingscher Flüssigkeit fixiert, mit Fuchsin gefärbt und in Chlorzinkjodalkohol entfärbt; letzterer (60) in Formolalkohol gehärtet, Färbung in Fuchsin und Orange, entfärbt in Jodkalialkoholgemisch. *A*-Teil der Fig. 33 entspricht dem nahe dem Samen gelegenen Stücke der Wurzel, *B*-Teil dem an der Spitze befindlichen. Beide Figuren sind bei Ap. 4/8 mm und Ok. 6 skizziert und bei dem Objekt 8*a* definitiv gezeichnet. In dem Teil *A* sieht man längere, sehr reich mit Chromatin versehene Kerne $\alpha$, eine helle achromatische Höhle $\beta$ und grosse Kernkörper $\gamma$ enthaltend. Im Spitzenteile sieht man eine Menge reihenartig angeordneter Mitosen, welche alle Stadien der Karyokinese zeigen mit stark gefärbten chromatischen und achromatischen Fäden. Überall grosse Kernkörper im Zustande der Teilung und Vermehrung. In dem (nicht abgebildeten) Plasma der Zellen *A* links sind rötliche Amyloidkörperchen zu sehen.

Fig. 34, 35. Zwei Zellen von der Region *A* der Fig. 33 entnommen. Bei 34 in der Zelle ein ruhender Kern, die Bedeutung $\alpha$, $\beta$, $\gamma$ wie oben. $\delta$ — zwei Vakuolen in dem Kernkörper, $\varepsilon$ Amyloidkörperchen, von welchen $\xi$ in Teilung begriffen. Dieselben Körperchen sieht man in der Zelle 35, wo die Kerne in den Stadien der Vorbereitung und Spirembildung sich befinden.

Fig. 35 *a*, *b*. Zwei Zellen, von welchen *a* einen amitotisch sich teilenden Kernkörper mit Centrosomen in sich enthält; *b* eine Zelle mit regelmässigem Kernknäuel. Amyloidkörperchen. Die letzteren vier Figuren sind nach Hermann fixiert; Färbung mit Fuchsin. Semiap. 1/12, Comps. 6. Beleuchtungsapparat tief stehend.

Fig. 37, 38, 39, 40, 41 und 42. Die Zellen, von verschiedenen Bezirken der Viciawurzeln entnommen. Fixierung in Hermannscher Lösung und Färbung mittelst Fuchsin und Methylgrün. Entfärbung in Jodkalialkohol. Die Nucleolen rot, die Chromatinkörnchen und Fäden grün, exklusive Fig. 41, 42, wo dieselben Fäden rot erscheinen und nur von aussen her mit einer kyanophilen Schichte bedeckt sind. Fig. 37 und 38 zeigen innerhalb der Nucleolen die Vakuolen und Centrosomen. An der Zelle 40 findet man die erste Anlage der Äquatorialplatte in der Form einer Reihe von Körnchen. Im übrigen s. den Text. 1/12, 12.

Fig. 43 *a*, *b*. Zelle *a* zeigt eine monocentrische Figur und charakteristische

achromatische Kernspindel mit Astrosphäre und Centrosomen innerhalb der letzteren. *b* enthält eine lang ausgezogene Spindel mit homogenem Markteil und peripherischen Bindefasern. Beide Figuren zeigen ausserdem netzartig ausgebreitete Protoplasmastrahlen.

Fig. 44 *a*, *b*, 45. Drei Zellen im Zustande der Tochtersternbildung. Innerhalb des Plasma sieht man (ausserordentlich klar bei 44*a*) die achromatischen Bindefasern, welche an Zelle *a*, infolge der Querteilung, äquatorial unterbrochen sind und an ihren Enden Verdickungen zeigen. In Zelle *b* haben die chromatischen Sterne etwa die Form von Maiglöckchen mit dem Stiele, welch letzterer die Stelle der Centrosomen einnimmt und diese vielleicht vertritt. (Man vergl. auch Fig. 33 *B*.) Die Zelle 45 zeigt zwei gefärbte Punkte innerhalb des Protoplasma an den Spitzenteilen der Chromatinglöckchen; die Punkte stellen sicher die Centrosomata dar. Fig. 43—45 Holzessig-Alkoholpräparate mit nachfolgender Fuchsin-Färbung. Semiap. 1/18, Comps. 8.

Fig. 46, 47. Zwei Zellen im Zustande sich regelmässig vollziehender Äquatorialspaltung der Chromatinfäden zum Zwecke der Tochtersternbildung. An der Spitze der Sterne oder der Glöckchen bemerkt man kürzere achromatische Fasern, welche einerseits mit den chromatischen Fasern in Verbindung stehen, andererseits nach den Centrosomen hinziehen und dort zusammenstossen. Behandlung wie bei den Fig. 37—41. Semiap. 1/18, Comps. 18.

Fig. 48—54. Zellen mit Kernen und freien Kernen (49—53), welche nüchternen Wurzeln entnommen sind. Die Kerne entbehren fast gänzlich des Chromatins und enthalten nur die Kernkörperchen, welche durch vielfache Zerteilung sich in Körnchen verwandeln. Die Zellen 48 enthalten je einen Kern und Kernkörper mit den Centrosomen, 50 einen Kern mit zwei Kernkörpern, worin die Elemente noch keine Veränderungen zeigen. Dagegen lassen die Kerne 50—53 die angegebenen Zerteilungen und Kernumwandlung der Nucleolen erkennen.

Fig. 45 *a*, *b*, *c*, *d* und 59. Zellen mit Kernen und freie Kerne, welche denselben nüchternen Wurzeln entnommen sind. Sie zeigen, dass hier die sogenannten „achromatischen Spindeln" nichts weiter sind, als die Kerne selbst in der Form von Kugeln oder Ellipsoiden, in welchen die Kernkörperchen und die Chromatinkörner nur sehr wenig Raum in Anspruch nehmen. Fig. 55 *c* und *d*, sowie 55 *a* enthalten Centrosomata innerhalb der Kerne, die Fig. 55 *b* aber zeigt dieselben ausserhalb der Kerne. In dem Zellenplasma viele Amyloidkörperchen.

Fig. 56, 57, 58 zeigen isoliert dargestellte achromatische Spindeln mit schwach entwickelten Chromatinfäden im Zustande der Äquatorialplatte (56, 57) und der Tochtersterne (58). Hier und da bemerkt man noch einzelne Chromatinkörnchen, oder vielleicht Kernkörperchenteile. Fig. 48—58 nach Behandlung in Flemmingscher Flüssigkeit und Färbung mittelst Fuchsin. Obj. 8a, Ok. 8

Fig. 61 *a*, *b*, 62, 63, 64, 65, 66. Karyokinetische Bilder nach Formolalkoholhärtung und Färbung mittelst Fuchsin und Orange. Semiap. 1/18, Comps. 12. Wie in Fig. 60 liegen hier bei ganz starken Vergrösserungen Bilder vor, von welchen 61 *a* ein ruhender Kern mit drei Kernkörpern ist,

worin $\alpha$ die Kernchromatinablagerungen, $\beta$ die achromatische Kugel, $\gamma$ die Chromatin-Pyreninschale, $\delta$ die Kernkörperchenvakuole und $\varepsilon$ die Centrosomen innerhalb der Vakuolen bedeutet. 61 *b* enthält dieselben Bestandteile. Die Chromatinkörnchen verwandeln sich in Fäden und ziehen durch die achromatische Höhle zu den Kernkörpern. 62 ein Kern mit Kernkörper, die Chromatinfäden während des Zusammenfliessens aus den Chromatinkörnchen. Der Kernkörper verbirgt das Centrosoma. 63, 64, 65 stellen die Mutter- und Tochtersterne dar, deren Chromatinfäden im Zusammenhange mit den Kernkörpern peripherisch um die achromatische Kernkugel aufgelagert sind. Innerhalb der Kernkörper die Vakuolen und Centrosomen. 66 eine Zelle mit zwei Tochterknäueln, die durch gefärbte achromatische Fasern verbunden sind.

## Tafel XXX/XXXI.

Fig. 67. Ein Drittel des Querschnittes eines jüngeren Embryosackes von Lilium Martagon, welcher zwei Samenknospen enthält. Fixierung in Sublimat mit Essigsäure und Färbung mittelst Rhodamin und Lichtgrün. Kurzes nachfolgendes Tingieren in Methylenblau. Sowohl die Elemente des Wandzellenbelegs (von welchen nur eine Zellreihe abgebildet ist), als auch die Samenknospen enthalten viele Mitosen in den verschiedenen karyokinetischen Zuständen und sind violett gefärbt. Die rötlichen Punkte im Zellenprotoplasma sind Amyloidkörperchen. Der centrale Teil des Querschnittes enthält die Körnchen am häufigsten. Die zwei Samenknospen tragen in den Spitzenteilen die schön rosa gefärbten Eizellen. Jede Eizelle besteht aus der rosatingierten faserigen Zellsubstanz und dem grünen Kern mit Kernkörperchen und Centrosoma — ein kaum bemerkbarer Punkt innerhalb der hellen Vakuolen. Ap. 4/8 mm, Comps. 12.

Fig. 68 *a*, *b*. Eine Eizelle bei stärkerer Vergrösserung (Semiap. 1/12, Comps. 8). Dieselbe Behandlung. Die rosarot gefärbte Zellsubstanz zeigt ein netzartiges Geflecht feiner Fasern. (Einzeln dargestellt bei 68 *b*). Innerhalb der Zellsubstanz ein grosser Kern mit dem grün gefärbten Chromatin-Liningerüst, Kernkörper und Vakuole mit Centrosoma.

Fig. 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77. Grösstenteils freie Kerne und Kernkörper mit Centrosomen. Alle Kerne sind im Ruhezustande. Die Liningerüste, Kernkörper und Centrosomen stark mit Fuchsin gefärbt, exklusive 75 (mittelst Methylgrün). 74 einzelner Kernkörper und isolierte Lininfasern mit den Chromatinkörnern. 75, 76 isolierte Nucleolen, in welchen man die grosse Vakuole mit dem Centrosoma sieht. Die Figuren 69–74 bei Semiap. 1/12, Comps. 12, sind Eizellen entnommen. Figuren 75, 76 bei Semiap. 1/18, Comps. 12 ebendaher. Fig. 77 vom Wandzellenbeleg, Semiap. 1/18, Comps. 8.

Fig. 78, 79, 80, 81. In meiner Flüssigkeit (No. 11, Sublimatplatinachlorid-essigsäure) fixierte Zellen, welche vom Wandzellenbeleg des Fruchtknotens entnommen sind und die Tochterzellenbildungen darstellen. Färbung mittelst Dahlia und Fuchsin. Es sind die Protoplasmastrahlen (80), achromatische gefärbte Fasern (79, 80, 81) und Centrosomen klar zu sehen. Die chromatischen Fäden bei 80 und 81 im Zustande des Zusammenfliessens. Protoplas-

matische Netze und Amyloidkörperchen — 79, 80. In Fig. 81 sieht man ausserdem die erste Anlage der Äquatorialplatte in der Form einer Reihe von Körnchen.

Fig. 82, 83. Zwei Zellen des Embryosackwandzellenbelegs nach Fixation in Alkohol und 2% Jodsäure. Sehr transparente Bilder, welche die weiter vorgeschrittene Anlage der Äquatorialplatte, d. h. der Zellenquerwandungen darstellen. Fig. 78—83 sind bei Semiap. 1/18, Comps. 12 abgebildet. Man vergleiche auch die Fig. 59 von der Viciazelle.

Fig. 84 *s* bei 94. Fig. 85. Ein ruhender Kern im Eizellenplasma im Zustande des Platzens infolge der Wirkung der Fasersubstanz. Die Kernkörper werden befreit. Hermannsche Fixierung. Fuchsinfärbung. Einfache Alkoholentfärbung. Obj. 8 *a*. ok. 8.

Fig. 86, 87. Zwei Eizellen, mit geteiltem Kerne und vielen Kernkörpern, innerhalb des Liningerüstes (86). Die Eizelle 87 enthält im Kern mehrere bandartige Chromatinfasern und ausserhalb des unteren Kernes zwei Centrosomen. Das Protoplasma an beiden Figuren stellt die strahlen- oder sonnenartige Zerfaserung seiner Substanz dar, bestehend aus achromatischen Körnchenreihen.

Fig. 88, 89. Ebensolche Eizellen, in welchen sich achromatische Kernspindeln gebildet haben, in Fig. 89 mit den Centrosomen an der Spitze der Spindel. Die Spindeln haben bald regelmässig spindelförmige Gestalt (88, 89), bald sichel- oder halbmondförmige (88 unten), bald S-förmige mit den Plasmastrahlen an der Spitze. Das Zellplasma der Fig. 88 enthält Amyloidkörperchen. Über Chromatinfasern s. unten.

Fig. 90, 91, 92, 93, 94 (und 84). Isoliert dargestellte Spindeln mit Protoplasmastrahlen und aufgelagerten Chromatinelementen wie bei den Fig. 88, 89. Der Faserbau der Spindel, besonders an der Fig. 84 ist deutlich. Die Chromatinelemente haben die Form von Klümpchen, Säckchen, Kolben, aus welchen die Fäden entstehen (89). Bei 89 ist die metakinetische Sternfigur, bei 94 — die Vorbereitung der Kernplatte vorhanden. Beziehung der chromatischen Elemente zu den achromatischen Fasern s. den Text. Die Fig. 86—94 bei den Semiap. 1/12, Comps. 12, nach Fixierung in Flemmingscher Flüssigkeit und Fuchsinfärbung.

Fig. 95. Ein ganz extremes Bild einer Eizelle mit den umliegenden Elementen, welche die verschiedenen Stadien der Karyokinese zeigen. Die Eizelle selbst ist in dem Stadium der Tochterbildung (Tochtersterne). Ihre Chromatinsegmente inserieren sich den achromatischen Fasern. Von Fasern unterscheidet man: strahlenartige archoplasmatische an den Spitzen der Sterne, peripherische und centrale oder Bindefasern in der Form sehnenartiger, isolierbarer Fäden, welche von einem Sterne nach dem anderen hinziehen. Mehrere Fasern sind in der Äquatorialebene unterbrochen, geknickt und sowohl an dem Ende, als auch in ihrem Verlauf mit zarten Verdickungen versehen. In dem Zellenplasma finden sich mehrere Reservestoffkörnchen, wie an den anderen Abbildungen. Sublimatessigsäure. Gentianafärbung. Gezeichnet bei Semiap. 1/18, Comps. 12.

Aus dem anatomischen u. vergleichend-anatomischen Institut
der Universität Freiburg i. Breisgau.

# DIE
# SCHWANZMUSKULATUR DES MENSCHEN.

von

Dr. med. FERDINAND BLUM.

*Hierzu Tafel XXXII—XXXVII.*

Die Schwanz- oder Steissbeinmuskulatur des Menschen umfasst die vier Muskeln: Musculus sacrococcygeus anticus, Musculus sacrococcygeus posticus und die zwei Musculi coccygei: Dass die Verkümmerung der Kaudalregion, wie sie in der Reduktion der letzten Sakralwirbel und der Steissbeinwirbel ausgedrückt ist, auch einen Einfluss ausgeübt hat auf eine Rückbildung der hier befindlichen Muskulatur, liegt auf der Hand. Es darf daher nicht wundern, wenn die Muskeln, die infolge ihres rudimentären Charakters auf den Aussterbe-Etat gesetzt sind, nicht mehr konstant vorkommen. Überlegt man noch, dass die Steissbeinmuskulatur praktisch völlig unwichtig ist, dass sie nur für den Morphologen ein allerdings sehr grosses Interesse bietet, so erscheint es leicht begreiflich, dass sie in den systematischen Lehrbüchern der Anatomie etwas stiefmütterlich behandelt wurde. Dies gilt hauptsächlich von den zwei selten vorkommenden Mm. sacrococcygeus anticus und sacrococcygeus posticus, während der M. coccygeus als beinahe konstant vorkommender Muskel — wenn auch in einigen Fällen nur einseitig — in fast allen grösseren anatomischen Werken erwähnt ist. Gegenbaurs Verdienst ist es, die gesamte Steissmuskulatur als eigene Gruppe behandelt, und ihr eine gesonderte Stellung in der systematischen Muskellehre angewiesen zu haben. Worauf die quantitative Ungleichheit im Vorkommen der einzelnen Muskeln beruht, lässt sich schwer sagen; es soll jedoch später versucht werden, eine Erklärung hierfür zu geben.

# I. Litteratur.

## A. Der Musculus coccygeus

ist von Gegenbaur in seinem Lehrbuche der Anatomie mit folgenden Worten beschrieben: „Der Muskel entspringt mit sehnigen Zügen untermischt von der Spina ischiadica und verläuft unter fächerförmiger Ausbreitung zum Steissbein, an dessen Seitenrand er inseriert. Dabei ist er dem Ligamentum spinoso-sacrum angeschlossen. Häufig ist er so von Sehnenfasern durchsetzt, dass er einen Teil jenes Bandes vorzustellen scheint, und nicht selten ist er ganz in eine sehnige Masse verwandelt, oder er fehlt.“ Ganz ähnlich schildern diesen Muskel auch Krause, Henle, Holstein u. a. Während nun alle diese Autoren den Muskel in näheren Zusammenhang mit dem Ligamentum spinoso-sacrum setzen, nimmt ihnen gegenüber Pansch eine gesonderte Stellung ein, indem er den Muskel in ein Verhältnis zum M. levator ani bringt: „Die hintersten Faserzüge des Diaphragma pelvis (levator ani) nehmen ihren Ursprung nicht alle von der Spina ischii, sondern auch von dem anstossenden Ligamentum spinoso-sacrum; die Fasern ziehen gerade zu den beiden Rändern des Os coccygis; sie werden von den Autoren als M. coccygeus bezeichnet.“

Eine ganz eigene Darstellung geben Hoffmann und Rauber in ihrem Lehrbuche der Anatomie; nach ihnen liegt der Muskel der Innenfläche des Ligament. spinoso-sacrum auf, entspringt spitz von der Spina ischii und in der Breite des ihn schützenden Bandes setzt er sich an den Seitenrand des Steissbeins und des Kreuzbeins an. Er stösst oben an den M. piriformis und unten an den M. ischio-coccygeus.

## B. Der Musculus sacrococcygeus anticus

wurde im Jahre 1734 von Albin[1]) entdeckt und unter dem

[1]) Historia Musculorum 1734, pag. 336.

Namen „Musculus curvator coccygis“ mit folgenden Worten in die Litteratur aufgenommen: „Fuerunt, quibus ab utroque latere musculus parvus, oblongus, angustus, tenuis, maiorem partem tendineus, gemino capite incipiebat, altero ab interiore et eadem inferiore et laterali parte corporis imi ossis sacri; altero, quod in alio bifidum, ab interiore eademque laterali coccygis primi; descendensque tribus extremis definebat ad eandem partem coccygis ossiculi secundi, tertii, quarti, praecipue quarti, extremo, insigniore, tendineo, quo dexter cum sinistro conjunctus erat. Curvatorem appellare libuit, quoniam coccygem curvat: curvat autem in priora. Inveni eum in tribus: in alio imperfectiorem et degeneratum: in aliis non musculo, sed ligamento similem.“

Die Angaben späterer Autoren sind teils wortgetreue Citate der Albin'schen Beschreibung, wie in Sandiforts Exercitationes Academicae Lug. Batav. 1783 lib. 1 pag. 89, oder Übersetzungen derselben; cfr. Sömmering, Vom Bau des menschlichen Körpers 1791—1796 Bd. II pag. 212.

Von Meckel[1]) an bis zu Henle beobachtet man, wie die Angaben über das Vorkommen des Muskels sich zusehends häufen; cfr. Cloquet, Traité d'anatomie descriptive 1822 Vol. 1 pag. 462; Günther, Chirurgische Muskellehre 1844 Taf. 31, Fig. III 6 u. Taf. 34 Fig. I 6; Behr, Handbook of Human Anatomy, translated by Birkett 1846; Theile, Sömmering, Lehre von den Muskeln und Gefässen 1841 I. Abt. pag. 177; Cruveilhier, Traité d'anatomie Vol. III pag. 666; Langer, Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1865 pag. 225; Quain, Quain's Elements of Anatomy pag. 341. Mit Henle tritt nun ein Wendepunkt in der Geschichte des Muskels insofern ein, als er den Muskel in keiner Weise mehr in seinem grossen Handbuche erwähnt. Dasselbe gilt für Sappey und Luschka.

Im Jahre 1879 veröffentlichte Watson im Journal of Ana-

[1]) Handbuch der menschlichen Anatomie Bd. II, pag. 478.

tomy Vol. XIV pag. 407 eine ausführliche Beschreibung eines curvator coccygis, den er in Manchester beobachtet hatte. Nach ihm erwähnt Krause[1]) im Jahre 1880 den Muskel kurz als anatomische Varietät, 1887 führt ihn Wiedersheim[2]) unter den rudimentären Muskeln auf. Gegenbaur giebt in seinem Lehrbuch der Anatomie folgende Beschreibung: „M. curvator coccygis, ein sehr selten vorkommender Muskel, der an der Vorderfläche der Seitenteile der letzten Sakralwirbel entspringt und entweder schon am 5. Sakralwirbel endet oder mit dem anderseitigen convergierend sich an der Vorderfläche des Körpers des 1. Kaudalwirbels inseriert." Die letzte Arbeit über Steissbeinmuskulatur hat Friedrich Heinrich Jacobi im Archiv für Anatomie und Physiologie Jahrgang 1888 veröffentlicht; seine Angaben erstrecken sich jedoch nur auf den M. sacrococcygeus anticus und posticus. Jacobi führt seine Befunde, die er in dieser Hinsicht an 56 Leichen der anatomischen Anstalt zu Strassburg gemacht hat, an und giebt für jeden Muskel noch eine ausführliche und übersichtliche litterarische Zusammenstellung, die teilweise der meinigen zu Grunde gelegt ist. Jacobi fand zweimal einen ausgebildeten M. sacrococcyeus und beschreibt ihn folgendermassen:

Fall 1: „Auf demselben — nämlich dem Steissbein — liegt, sich auch noch auf den untersten Abschnitt des Os sacrum ausdehnend, ein paariger M. sacrococcygeus anticus. Beide Muskeln, mit einigen sehnigen Streifen untermischt, sind gleich an Länge, ungleich in der Dicke, indem der linke um ein Geringes schmächtiger ist als der rechte. Die Länge beläuft sich beiderseits auf 5,3 cm, die Breite im Ursprungsgebiet rechts auf 6 mm, links auf 5 mm. Nach dem Ansatze zu verjüngt sich jeder Muskel allmählich um 1 mm. Die Muskeln conver-

[1]) Handbuch der Anatomie des Menschen 1880, Bd. III, pag. 109.
[2]) Der Bau des Menschen 1887, pag. 51, I. Aufl., II. Aufl. 1893.

gieren derart, dass im Ursprung ihre medialen Ränder 1,8 cm, im Ansatz 0,5 cm von einander entfernt sind. Der Ursprung beginnt 5 mm unterhalb des letzten Foramen sacrale von dem untern seitlichen Teil des letzten Sakralwirbels. Eine zweite Ursprungszacke giebt die obere, seitliche Vorderfläche des ersten Steissbeinwirbels ab. Der Muskel zieht dann über den ersten und zweiten Kaudalwirbel fort, inseriert mit nur wenigen Fasern am untern lateralen Rande des zweiten, am seitlichen Rande des dritten Coccygealwirbels, soweit dieser frei ist vom Lig. sacrococcygeum ant. Die übrig bleibende grössere Hälfte findet ihre Insertionsfläche auf der Vorderseite des Lig. sacrococcygeum ant., und zwar an den Teilen, welche den lateralen Rand des dritten und vierten Steissbeinstückes decken. Der Bandapparat ist demnach von beiden Muskeln zum Teil gedeckt. Man sieht ihn ganz schmal jederseits an der untern lateralen Ecke des fünften Sakralwirbels entstehen, bis zum obern Rande des dritten Steissbeinwirbels aussen am Muskel herabziehen, dann schiebt er sich, breiter werdend, unter den Muskel und verbindet sich vor dem dritten und vierten Steissbeinwirbel unter Kreuzung der Fasern mit dem Bande der Gegenseite."

Fall 2. „Links befand sich ein wohl ausgebildeter M. sacrococcygeus ant. von einem dem zuerst beschriebenen ganz analogen Verlauf. Eigentümlich war ihm nur eine zweite Ursprungszacke vom fünften Kreuzbeinwirbel, welche mit der ersten in gleicher Höhe, nur etwas weiter medianwärts gelegen, den Ursprung besonders breit erscheinen liess. Rechts konnte man aus den muskulösen Fetzen (hier war das Präparat infolge der Sektion im pathol. Institut fast vollständig zerstört) auf einen gleich schönen Curvator wie links schliessen." In einem 3. Falle beobachtete Jacobi den Muskel an der Leiche eines 56jährigen Mannes einseitig und in seiner Länge stark reduziert: „Auf der rechten Seite entsprang vom unteren seitlichen

Rande des letzten Sakralwirbels ein sehr dünner, mit sehnigen Elementen untermischter Muskelzug, welcher schon am untern Rande des ersten Steissbeinwirbels inserierte.“ Die Untersuchungen von Jacobi sind insofern von grosser Wichtigkeit, weil er der erste ist, der genau auf das Verhältnis des M. sacrococcygeus nticus zum unterliegenden Bandapparat hinweist, so dass Verwechslungen in dem Sinne, dass man den Bandapparat für den sehnig degenerierten Muskel anspricht, — ein Irrtum, in den vielleicht manche frühere Autoren verfallen sind — nicht mehr möglich sind.

### C. Der Musculus sacrococcygeus posticus,

noch seltener als der vorige, wurde im Jahre 1844 von Günther [1]) beschrieben und dargestellt; nach ihm erwähnt ihn Theile [2]) mit denselben Worten. Henle [3]) erkennt ihn, ebenso wie den vorderen Muskel, nicht an; Luschka [4]) zählt ihn zu den Ausnahmen; Hyrtl [5]) beschreibt ihn als einen paarigen, sehnigen Muskelstrang, der zwischen der hinteren Fläche des letzten Kreuzbeinwirbels und dem letzten Steissbeinstück sich hinzieht; Wiedersheim [6]) schildert ihn als ein ausserordentlich dünnes Muskelbündel, das vom Lig. tuberoso-sacrum oder auch vom untersten Ende des Kreuzbeins entspringend sehnig gegen die Spitze des Steissbeins verläuft. Die neueren Autoren erwähnen ihn ohne weitere Charakterisierung; erst Gegenbaur widmet ihm in seinem Lehrbuch wieder eine ausführlichere Beschreibung: „Der M. extensor coccygis findet sich als dünne Schicht auf der hinteren Fläche der Kaudalwirbel. Er entspringt vom letzten Sakral- oder vom ersten Kaudalwirbel, und setzt sich an einem der

1) op. citat. 1844, Taf. 34, Fig. II 19 u. Taf. 35, Fig. III 19.
2) op. citat. 1841, I. Abt. pag. 177.
3) Handbuch der Muskellehre des Menschen 1871, pag. 52.
4) Die Anatomie des menschlichen Beckens 1864, pag. 149.
5) Lehrbuch der Anatomie des Menschen 1878, pag. 478.
6) op. citat. 1887, pag. 51.

letzten Kaudalwirbel an. Der Ursprung kann sogar weiter aufwärts gegen das Lig. tuberoso-sacrum ausgedehnt sein. Häufig wird der Muskel völlig vermisst.“ Die jüngste Angabe über den M. sacrococcygeus posticus macht Jacobi; er hat ihn an 56 Leichen einmal gesehen und ihn mit folgenden Worten beschrieben: „Der paarige, mit sehnigen Bestandteilen etwas untermischte Muskel erstreckte sich vom fünften Sakralwirbel bis zum ersten Steissbeinstück. Der Muskel entspringt von der lateralen Umrandung des Hiatus sacralis und dem diesen deckenden Bandapparat. Im Ursprungsgebiet hat er eine Breite von 0,9 cm, nach dem Ansatz hin verschmälert er sich zu 0,5 cm. Er inseriert jederseits an dem hinteren, oberen, lateralen Rande des ersten Steissbeinwirbels, zum Teil an dem Lig. sacrococcygeum profundum in der Höhe des genannten Wirbels. Getrennt sind die beiden Muskeln durch das Lig. sacrococcygeum superficiale. Die ganze Rückenfläche des Os coccygis ist frei von Muskulatur und nur von dem normalen Bandapparat überzogen.“

## II. Eigene Beobachtungen.

Meine Untersuchungen über die gesamte Steissbeinmuskulatur beim Menschen erstreckten sich auf 16 Leichen Erwachsener der Freiburger Anatomischen Anstalt. Durch die Güte des Herrn Professor Wiedersheim wurden mir dieselben bereitwilligst zur Verfügung gestellt. Hierfür, sowie für die freundliche Unterstützung, die mir Herr Professor Wiedersheim im Laufe der Arbeit durch Rat und That angedeihen liess, spreche ich ihm an dieser Stelle nochmals meinen herzlichsten Dank aus.

In allen Fällen fand sich der M. coccygeus vor, allein in 3 nur einseitig; der M. sacrococcygeus anticus kam 3mal, der M. sacrococcygeus posticus 1 resp. 2mal zur Beobachtung. Überall wurde die mikroskopische Untersuchung ausgeführt und der Nachweis deutlich quergestreifter Muskelfasern erhob den Befund zu absoluter Sicherheit. Behufs der Ver-

gleichung wurde ein langgeschwänzter Halbaffe und ein Schimpanse auf ihre Schwanzmuskulatur hin untersucht. Zur Beantwortung der Frage über die Anlage der Steissbeinmuskeln bei Embryonen und über das Vorhandensein derselben bei Kindern wurden 4 untersucht, jedoch nur makroskopisch; eine ausgedehnte mikroskopische Untersuchung von Embryonen verschiedenen Alters soll später ausgeführt werden.

## Musculus coccygeus.

Die Musculi coccygei wurden, wie schon oben bemerkt, an allen Leichen gefunden, bei 3 nur einseitig; im folgenden gebe ich eine Schilderung von 3 typischen Fällen:

### Fall 1. cfr. Fig. 1.

Ältere ♂ Leiche mit guter Muskulatur.

Rechts wie links entspringen die Muskeln von der Spina ossis ischii zusammen mit dem Lig. spinoso-sacrum, und gehen unter fächerförmiger Ausbreitung zum Os coccygis, an dessen Seitenrändern sie inserieren. Rechts ist der Muskel an seinem Ursprung 1 cm breit, an seiner Insertion am Steissbein nahezu 2 cm. Hier reicht er kranialwärts höher hinauf als links. Sein Verhältnis zum Lig. spinoso-sacrum an der Spina ist ein solches, dass der Muskel mit seiner kranialwärts gelegenen Partie über den unteren Teil der Ursprungspartie des Ligamentes hinübergreift; überhaupt wird die kaudalwärts gelegene Partie des genannten Bandes von dem Muskel überdeckt.

Links lässt sich der Muskel in seinem Ursprungsgebiet von dem Lig. spinoso-sacrum nicht trennen. Erst in einer Entfernung von circa $1^1/_2$ cm zweigen sich seine Fasern ab und ziehen zum Seitenrand des Os coccygis; an dieser Teilungsstelle besitzt der Muskel eine Breite von 1 cm, an seiner Insertion ist er circa $1^1/_2$ cm breit. Die Spalte zwischen ihm und dem Lig. wird von Fett ausgefüllt. Vom M. levator ani trennt die

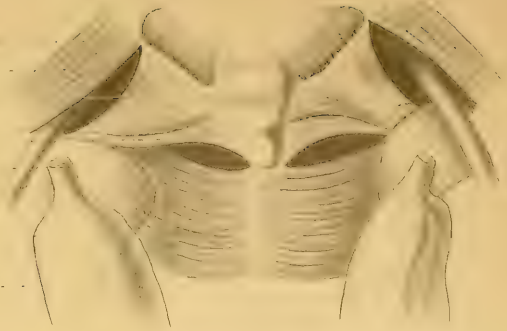
1

Musculus coccygeus

Musc levator ani

tuber ossis ischii

2



Musc sacro-coccygeus anticus

Musc coccygeus postic

M. obturator intern.

M. coccygeus.

tuber ossis ischii.

M. levator ani.

M. sacro - coccygeus anticus.

C. Kopf lith.

Verl. v. J. F. Bergmann Wiesbaden.

Muskeln beiderseits ein vom periproktischen Bindegewebe eingenommener Zwischenraum, der rechts breiter ist als links.

Fall 2. cfr. Fig. 2.

♀ Leiche mit mässig entwickelter Muskulatur.

Beiderseits entspringt der Muskel zusammen mit dem Lig. spinoso-sacrum von der Spina ossis ischii und besitzt hier eine Breite von 1/2 cm; allmählich nimmt er an Volum zu, so dass er an seiner Insertion am Seitenrand des Steissbeins eine Breite von 1 1/2 cm erreicht. Rechts zweigen sich gleich nach dem Ursprung seine Fasern von jenen des Ligamentes ab; die Verlaufsrichtung ist keine gerade, sondern eine bogenförmige mit der Konvexität nach oben; kaudalwärts reichen die Bündel bis an die Steissbeinspitze herab. Links überdeckt die Ursprungspartie des Muskels die betreffende Partie des Ligamentes. Die Faserrichtung des Muskels ist in den ersten 2/3 nahezu eine parallele, erst im letzten 1/3 weichen die Fasern fächerförmig auseinander, so dass der Muskel die genannte Breite erreicht. Die kaudalwärts gelegenen Fasern erreichen nicht die Steissbeinspitze. Beiderseits sind die Muskeln durch einen grossen Zwischenraum, der vom periproktischen Bindegewebe eingenommen wird, vom M. levator ani getrennt; rechts ist derselbe infolge des bogenförmigen Verlaufs des M. coccygeus grösser als links.

Fall 3. cfr. Fig. 3.

♂ Leiche, gute Muskulatur.

Hier ist der Muskel nur auf der rechten Seite vorhanden. Er entspringt zusammen mit dem Lig. spinoso-sacrum von der Spina ossis ischii und zieht als ein 1 cm breites Muskelbündel mit annähernd paralleler Faserrichtung und unter gleichbleibendem Volumverhältnis in einer leicht kaudalwärts erfolgenden Ausschweifung zur Steissbeinspitze, an der er mit dem grössten Teil seiner Fasern inseriert; nur die ganz kaudalwärts gelegenen verschmelzen mit den obersten Fasern des M. levator ani.

Vom Lig. spinoso-sacrum trennt ihn eine mit Fett ausgefüllte breite Spalte, ein viel grösserer, von Fett und vom perirektischen Bindegewebe eingenommener Zwischenraum vom M. levator ani.

Ganz ähnlich wie in den angeführten 3 Fällen verhielten sich die Musculi coccygei in allen andern; in manchen war der Muskel mit einigen sehnigen Zügen durchsetzt; eine vollständige sehnige Umwandlung des Muskels, so dass er einen Teil des Lig. spinoso-sacrum darzustellen scheint, kam nicht zur Beobachtung. Ebensowenig konnte ich Henles Beschreibung von diesem Muskel: „Es gelingt kaum je, ihn als etwas von Lig. spinoso-sacrum verschiedenes darzustellen, so innig verwebt sich sein spärliches Fleisch mit den Fasern dieses Bandes" mit Beweisen belegen; im Gegenteil, in allen 16 Fällen zeigte der Muskel schöne, stark ausgebildete Muskelbündel, die leicht ohne Zuhülfenahme des Messers vom Ligament sich trennen liessen und zum Teil durch eine dazwischen gelagerte Fettschicht schon getrennt waren. Dass aber der Muskel doch in näherem Zusammenhang zu dem Lig. spinoso-sacrum steht als zum M. levator ani, dafür spricht vor allem sein Ursprung zusammen mit dem Ligament an der Spina; er hat hier in dem grössten Teile der Fälle das Aussehen, als ob er nichts anderes als eine kaudale Fortsetzung des Ligamentes vorstellte. Dann aber spricht der Umstand, dass der Muskel durch grosse, mit Fett und Bindegewebe ausgefüllte Zwischenräume, die bei weitem erheblich grösser sind als die Spalten zwischen Ligament und M. coccygeus, von dem M. levator ani getrennt ist, nicht gerade dafür, dass er, wie Pansch annimmt, einen Teil des M. levator ani darstellt. In demselben Sinne sind auch die Fälle zu deuten, wo der M. coccygeus nur einseitig auftritt, während auf der anderen Seite eine mit Bindegewebe ausgefüllte Lücke besteht; das würde, die Zugehörigkeit des Muskels zum Levator ani vorausgesetzt, nichts anderes bedeuten, als eine

Asymmetrie eines Muskels, bei welchem es, wie vor allem beim M. levator ani, doch wesentlich auf eine symmetrische Thätigkeit ankommt. Ferner spricht aber für die Zugehörigkeit des M. coccygeus zum Lig. spinoso-sacrum das Verhalten beider bei langgeschwänzten Halbaffen. Wie wir später sehen werden, findet sich hier an der dem Lig. spinoso-sacrum beim Menschen entsprechenden Stelle ein Muskel, der auf der einen Seite mit dem M. coccygeus verwachsen, auf der anderen von ihm durch eine Spalte getrennt ist. Eine Beziehung zum M. levator ani ist hier aus rein topographischen Verhältnissen ausgeschlossen. Nun finden sich aber auch beim Menschen noch Verhältnisse, die auf eine Zusammengehörigkeit des M. coccygeus mit dem Lig. spinoso-sacrum schliessen lassen: es ist dies die in allen Fällen auffallend deutlich ausgesprochene Durchwachsung des Ligamentes mit kräftigen Muskelbündeln und -Zügen, besonders in den kaudalen Partien. An der Hand der vergleichenden Anatomie lässt sich die Erklärung dieser Erscheinung nur darin suchen, dass in früheren Zeiten der Abductor caudae — denn um diese physiologische Funktion handelte es sich bei dem M. coccygeus — stärker entwickelt war und dass ein Teil des Ligamentes, wenn nicht ganz, aus Muskelfasern bestand; es ist das leicht begreiflich, wenn man bedenkt, dass einst der Schwanz, wie heute noch bei manchen Tieren, ein nützliches Organ war, welches sich ausgiebiger und kräftiger seitlicher Bewegungen erfreute. In diesem Sinne deutet schon Krause in seinem Lehrbuche der Anatomie I, pag. 21, das Lig. sacro-spinosum als einen sehnig gewordenen Teil des M. abductor caudae (coccygeus) und das Nochvorhandensein von starken quergestreiften Muskelbündeln in dem Bande muss die Annahme beinahe zu absoluter Sicherheit erheben. Vielleicht wurden die Abduktionsbewegungen teilweise noch kräftig unterstützt durch den M. glutaeus maximus. Dafür spricht das Verhalten dieses Muskels bei geschwänzten Affen, wo er bei festgestellten Beinen

eine Seitwärtsbewegung des Schwanzes in ventro-lateraler Richtung hervorzubringen imstande ist. Beim Menschen käme die Partie des Muskels in Betracht, die am Steissbein entspringt. Bei dieser Funktion wäre das Bein die Pars fixa, das Os coccygis die Pars mobilis. Nun findet sich beim Menschen und bei den Anthropoiden dann und wann noch ein Muskel, der am untern Rand des Glutaeus maximus liegt und nur durch einen kleinen Spaltraum von ihm getrennt ist. Er entspringt einwärts vom lateralen Rande des Steissbeins oder auch des letzten Sakralwirbels und inseriert nach abwärts von den untersten Ansatzbündeln des Glutaeus maximus am Femur. Wiedersheim [1]) führt ihn als M. caudo-femoralis unter den rudimentären Muskeln auf. Dieser Muskel, der bei einer grossen Zahl von Säugetieren (Monotremen, Marsupialier, die meisten Carnivoren, Prosimier, alle geschwänzten Affen) eine grosse Rolle spielt, ist bei fixiertem Oberschenkel ein Agitator caudae in ventro-lateraler Richtung (aus Wiedersheim op. cit. pag. 86). In keinem der 16 Fälle und auch sonst nicht in der Litteratur fand ich Verhältnisse, die dem von Hoffmann und Rauber angegebenen Verlaufe des Muskels auch nur einigermassen entsprächen; aber auch ihre Darstellung spricht ganz deutlich für die Zugehörigkeit des M. coccygeus zum Lig. spinoso-sacrum.

### Musculus sacrococcygeus anticus.

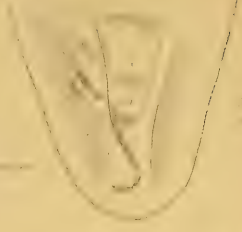
Fall 1. cfr. Fig. 4.

Zu beiden Seiten an der Vorderfläche des Os sacrum entspringt der Muskel mit 2 zum Teil sehnigen, zum Teil muskulösen Portionen vorwiegend im Gebiet des IV. Kreuzbeinwirbels. Beide Portionen, von denen die linke etwas breiter ist als die rechte (links $^1/_2$ cm breit), laufen parallel den knöchernen Rändern

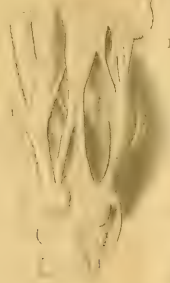
[1]) Der Bau des Menschen, II. Aufl. 1893, pag. 86.

5. *Musc. sacrococcygeus anticus.*

6.



7



8

9

10

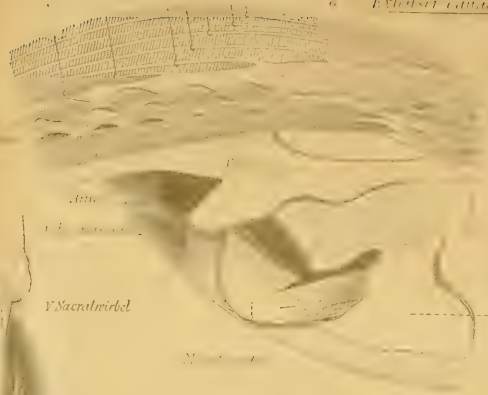
V. Sacralwirbel

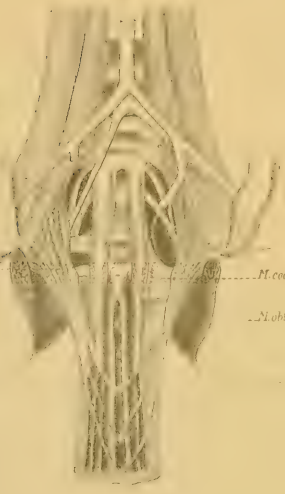
M. glutaeus maximus.

M. coccygeus + lig. spinoso-sacrum.

M. glutaeus minimus

M. obturator. int.

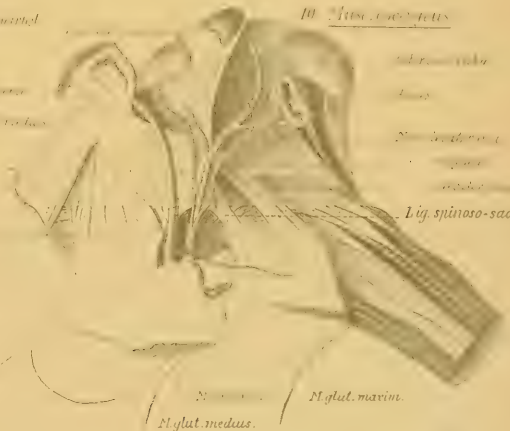




Lig. spinoso-sacrum.

M. glut. maxim.

M. glut. medius.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

des Kreuzbeins, nach unten zu also konvergierend, kaudalwärts, wo sie etwas unterhalb der Articulatio sacro-coccygea mit ihren medianwärts gelegenen Rändern sich vereinigen, um von hier als gemeinsames, gut $1^1/_2$ cm breites Muskelbündel über das Steissbein hinzuziehen. Die beiden Ursprungsportionen sind lateralwärts ziemlich scharf abgegrenzt; an ihrer medianen Seite entspringen sie in gesonderten muskulösen Strängen, welche mit straffen, aponeurotisch aussehenden Bindegewebszügen teils überdeckt, teils von solchen durchzogen sind. Das Ganze bekommt dadurch ein, namentlich links deutlich ausgesprochenes, zerrissenes und zerschlissenes Aussehen. Bei der Herausnahme wurde leider das gemeinsame Muskelbündel durchschnitten; man konnte aber deutlich nachweisen, dass das abgeschnittene Stück teils in dem Bindegewebsstroma der dem Steissbein aufgelagerten Fettschicht endigte, teils bis zum coccygealen Ursprung des Sphincter ani sich erstreckte. Ein direkter Übergang des Muskels in das Periost des Steissbeins wurde nicht beobachtet. Unter dem Muskel liegt der normale Bandapparat, mit dem sich der Muskel in der Nähe der Steissbeinspitze verwachsen zeigt, während er sonst von ihm durch eine dünne Fettschicht getrennt ist. Der ganze Muskel besitzt eine Länge von 6 cm, wovon $1^3/_4$ cm auf das gemeinsame Endstück, der Rest auf die Ursprungsportionen kommen.

### Fall 2. cfr. Fig. 5.

Nur auf der linken Seite wurde der M. sacrococcygeus ant. beobachtet. Als ein dünnes, äusserst schlankes Muskelchen entspringt er mit 2 feinen, sehnigen Zügen vom oberen seitlichen Teil der Vorderfläche des V. Kreuzbeinwirbels und zieht, dem lateralen Rande des Lig. sacrococcygeum ant. folgend, von ihm durch eine schmale Spalte getrennt, unter allmählicher Volumzunahme nach abwärts, um teils in der der Steissbeinspitze aufgelagerten Fettschicht zu endigen, teils aber — und

das gilt namentlich für die oberflächlichen Fasern — in dem coccygealen Ursprung des Sphincter ani zu verstreichen. Der Muskel ist keulenförmig gestaltet und besitzt in der Nähe seines Ursprungs eine Breite von 2 mm, an seiner Insertion eine solche von 5 mm. Die ganze Länge beträgt 4 cm.

Fall 3. cfr. Fig. 6.

Hier wurde der Muskel nur rechts beobachtet. 2 lange dünne, sehnige Züge entspringen auf der Vorderfläche des Übergangs des IV. in den V. Sakralwirbel. Sie ziehen nach unten zu konvergierend, kaudalwärts, wo sie in der Höhe des 1. Steisswirbels zusammenfliessen und ein Muskelbündel formieren, das, $^1/_2$ cm breit, unter allmählicher Volumzunahme nach unten zieht, wobei es den normalen Bandapparat z. T. überdeckt. Die Insertion verhält sich genau wie in Fall 2. Länge des Muskelstücks 3 cm.

Von diesen drei angeführten Fällen ähnelt der Fall 2 noch am meisten den bis jetzt in der Litteratur beschriebenen Fällen, vielleicht auch noch Fall 3. Anders dagegen erscheint Fall 1; hier ist neben der ungemein starken Entwickelung vor allem das auffallend, dass die beiden Muskeln sich zu einem gemeinsamen Endstück vereinigen. Nun hat schon Albin, der Entdecker dieses Muskels, einen solchen beschrieben, der allerdings sehniger Natur war, wo aber, wie er sich ausdrückt, „dexter cum sinistro conjunctus erat". Jacobi deutet diese Stelle so, indem er meint: „Jener Autor (Albin) begeht nur den Irrtum, dass er die von beiden Seiten her sich vereinigenden Teile des Lig. sacrococcygeum ant. für die zusammenfliessende Sehnen der genannten Muskeln hält." Ob diese Annahme Jacobis richtig ist, kann nicht entschieden werden; an Glaubwürdigkeit gewinnt sie jedoch, weil Albin weder den normalen Bandapparat, noch dessen Vermehrung durch den degenerierten Muskel näher erörtert.

Der zweite, der einen ähnlichen Fall beschrieben hat, bei welchem es auch zu einer Vereinigung der beiderseitigen Muskeln kam, ist Watson. Nach seiner Beschreibung endigten die untersten Fasern in einer Sehne, die mit der der anderen Seite sich vereinigte, bevor sie den letzten Knochen des Os coccygis erreichten. Aber auch Watson giebt keine näheren Beziehungen zwischen dem Muskel und dem Bandapparat an, so dass auch dieser Fall zur Entscheidung der Frage nicht massgebend sein kann. In dem von mir untersuchten Falle aber kann von einer Verwechslung mit dem Bandapparat keine Rede sein, weil das gemeinsame muskulöse Endstück über demselben liegt und grösstenteils durch Fett von ihm getrennt ist, bis auf die Nähe der Steissbeinspitze, wo die untersten Fasern des muskulösen Endstückes mit der der Steissbeinspitze aufgelagerten dünnen Fettschicht und dem Bandapparat eine einzige verwachsene Masse bilden. Noch in anderer Beziehung ist der in Fall 1 beschriebene Muskel bemerkenswert, zumal in seinem Ursprungsgebiet; er entspricht nicht dem von Albin und Jacobi angegebenen Verlaufe; am besten passt er in das Schema Gegenbaurs, nach dem der Muskel von der Vorderfläche der letzten Sakralwirbel seinen Ursprung nimmt. Watsons Curvator entsprang an der Vorderfläche der Processus transversi zwischen dem 3. und 4. Sakralwirbel, wobei der Ursprung nach oben bis zum inneren Rande des 3. Sakralloches reichte. Mit keiner Angabe aber der Autoren stimmt einer der 3 Fälle bezüglich der Insertion überein. Während nach jenen der Muskel im Periost einer der Steissbeinwirbel inseriert, ist dies bei keinem der von mir untersuchten Fälle der Fall; hier bilden die dorsalwärts gelegenen Fasern mit der der Steissbeinspitze aufgelagerten dünnen Fettschicht und dem Bandapparat eine verwachsene Masse, während die oberflächlichen Fasern dicht hinter der Steissbeinspitze in dem coccygealen Ursprung des Sphincter ani verstreichen. Wenn es also auch nicht mehr zu einer direkten Vereinigung gekommen ist zwischen

dem Periost der Steissbeinspitze und dem ganzen Endstück des M. saccococcygeus anticus, so darf uns das keinen Augenblick im Zweifel darüber lassen, in diesen Muskeln wirklich echte Curvatores anzunehmen; denn die blosse Überlegung, dass diese Muskeln ihrer physiologischen Funktion verlustig gegangen sind und nun unter die Reihe der „rudimentären Organe" gehören, lässt den Umstand, dass es nur noch zu einer teilweisen Vereinigung mit dem Endorgan gekommen, als ein nicht gerade unerwartetes Vorkommnis erscheinen. Für was aber sollte man die deutlich quergestreiften Muskelmassen an der Vorderfläche des Kreuzbeins, wo früher, wie die vergleichende Anatomie lehrt, funktionierende Muskeln sassen, anders halten, als eben noch für einen Rest jener Muskulatur, die früher, als der Mensch noch einen beweglichen Schwanz besass, eine erhebliche Rolle spielte? Die Vereinigung jener Muskeln zu einem gemeinsamen Endstück ist ebenfalls lediglich als eine Folge des Rudimentärwerdens aufzufassen, indem ja solche Organe in der mannigfachsten Weise nach Form, Grösse etc. bei den einzelnen Individuen variieren, bis sie bei späteren Generationen überhaupt nicht mehr auftreten.

Über einen M. curvator coccygis accessorius beim Menschen soll später bei der vergleichenden Anatomie berichtet werden.

### Musculus sacrococcygeus posticus.

Fall 1 cfr. Fig. 7.

Dieser Muskel entspringt beiderseits an dem hinteren, oberen lateralen Rande des ersten Steissbeinwirbels und zieht nach unten zu sich etwas verjüngend zu dem entsprechenden oberen Rande des zweiten Steissbeinwirbels. Auf beiden Seiten gut entwickelt zeigt er rechts eine Länge von 1 ½ cm, links ist er etwas kürzer; beiderseits ist er mit schwachen sehnigen Zügen untermischt; im Ursprungsgebiet hat er eine Breite von 0,5 cm

Auf der linken Seite zieht etwas lateralwärts von den Cornua sacralia des letzten Kreuzbeinwirbels von diesen zu dem hinteren, oberen, lateralen Rande des 1. Steisswirbels ein circa $^1/_2$ cm breites, mit einigen sehnigen Zügen untermischtes Muskelbündel, das in seiner Verlaufsrichtung vollständig übereinstimmt mit dem vom 1. zum 2. Steisswirbel ziehenden Muskel, so dass dieser als Fortsetzung jenes Muskelbündels unzweifelhaft anzusprechen ist. Wir haben es also hier linkerseits mit einem M. sacrococcygeus posticus zu thun, der in einer Gesamtlänge von gut 3 cm lateral von den Cornua sacralia des letzten Kreuzbeinwirbels entspringt, zu dem hinteren oberen lateralen Rande des ersten Steissbeinwirbels hinzieht, um von dort weiter an die genannte Stelle des zweiten Steisswirbels zu gehen. Ausser diesen Muskeln, deren Charakter als solche durch den Nachweis quergestreifter Muskelfasern sicher gestellt wurde, fand sich auf der Rückfläche des Kreuz- und Steissbeins nur der Bandapparat.

Fall 2.

In dem Falle des M. sacrococcygeus ant. Fall 1 fanden sich auf der Rückseite des Kreuzbeins in dem sehnigen Bandapparat zwischen dem unteren Teil des Os sacrum und dem Steissbein einzelne starke Muskelbündel, die in der Richtung des Ansatzes des Lig. tuberoso-sacrum zum Steissbein hinzogen. Der Nachweis quergestreifter Muskelfasern dürfte diese Muskelbündel wohl als den Rest eines M. sacrococcygeus posticus erscheinen lassen.

Dass der M. sacrococcygeus posticus erst sehr spät in der anatomischen Litteratur auftaucht, wurde schon oben erwähnt. Der Umstand aber, dass er nach seiner Bekanntmachung durch Günther im Jahre 1844 plötzlich ausserordentlich häufig beobachtet wurde, musste ziemlich auffallend sein, zumal wenn man bedenkt, dass dieser Muskel vorher von den Anatomen, von denen doch einige die eingehendsten und genauesten Untersuchungen dem Kreuzbein hatten angedeihen lassen, so ohne

weiteres hätte übersehen werden können. Man musste wohl zunächst daran denken, dass ein Irrtum vorliege, und in der That hat Jacobi sehr klar erwiesen, dass man sich hier leicht unangenehmen Irrtümern aussetzen könne, indem man nämlich stark vaskularisierte Fettpartikelchen, welche in den Lücken des ligamentösen Apparats eingebettet, von einer dünnen, fibrösen durchscheinenden Schicht überzogen sind, und die ganz den Eindruck von muskulösen Fasern hervorrufen, wirklich als solche auffasst. Übrigens kann auch die Rückseite des Steissbeins selbst ohne jene vaskularisierten Fettpartikelchen infolge von Auflagerung blutimbibierten fibrösen Gewebes ein rotstreifiges, Muskelfasern vortäuschendes Aussehen bieten. Man sieht also, dass man hier ohne mikroskopische Untersuchung leicht in Irrtümer verfallen kann; und es ist wohl sicher anzunehmen, dass ein Teil der angeblich so häufig gesehenen Muskeln von diesem Gesichtspunkte aus zu betrachten ist. Es wäre doch höchst sonderbar, wenn plötzlich mit einem Schlage der Muskel nicht mehr in der Häufigkeit auftrete wie vor 40—50 Jahren. Und dann ist es doch auch sehr wahrscheinlich, dass die betr. Autoren nicht jedesmal die mikroskopische Untersuchung, das einzig richtige Kriterium für die Diagnose eines Muskels, angestellt haben, denn sonst würden sie doch sicher bei ihren Angaben den Befund quergestreifter Muskelfasern erwähnt haben. Der untersuchte Fall 1 stimmt mit der Beschreibung Gegenbaurs von diesem Muskel überein, wenigstens was die Muskelbündel betrifft, die vom ersten zum zweiten Steinbeinwirbel ziehen. Der Muskel links, der sich vom letzten Kreuzbeinwirbel zum ersten Steisswirbel hinerstreckt, passt genau in das Schema Jacobis. Der Befund der linken Seite ist also insofern bemerkenswert, als noch kein ähnlicher Fall bekannt ist, bei dem der M. sacrococcygeus als gut ausgesprochener Muskel einen solchen Verlauf nahm. Die im Falle 2 beschriebenen, in der Richtung vom Ansatz des Lig. tuberoso-sacrum herkommenden Muskel-

fasern decken sich mit den Angaben von Gegenbaur und Wiedersheim über diesen Muskel; auch bei ihrer morphologischen Beurteilung müssen wir uns immer vor Augen halten, dass mit der Rückbildung der Kaudalregion auch eine solche der hier befindlichen Muskulatur verbunden ist.

## III. Vergleichende Anatomie.

Zur richtigen Beurteilung der beim Menschen nur noch fragmentarisch auftretenden Schwanzmuskeln ist die Kenntnisnahme der Schwanzmuskulatur bei einem Tiere, das ausgiebigen Gebrauch von seinem Schwanze macht, von nicht unerheblicher Bedeutung. Wir haben, wie schon erwähnt, als einen solchen Vertreter einen langgeschwänzten Halbaffen gewählt. Um aber zu zeigen, wie schon innerhalb der Gruppe der Affen ein den menschlichen Verhältnissen ähnliches Rudimentärwerden der Schwanzmuskeln, wie überhaupt der Schwanzregion, eintritt, wurde ein Repräsentant der Anthropoiden, nämlich ein Schimpanse, auf seine Schwanzmuskulatur hin untersucht. Dass die für eine ausgedehnte Gebrauchsfähigkeit eines Schwanzes nötigen Muskeln (Heber, Senker, 2 Seitwärtszieher) gemäss ihrer verwickelten physiologischen Funktion eine hohe Differenzierung erfahren können, erscheint nicht wunderbar, und so darf es auch nicht befremden, wenn wir bei langgeschwänzten Halbaffen einer erheblich viel grösseren Zahl von Schwanzmuskeln begegnen als beim Menschen.

### Schwanzmuskulatur eines Halbaffen:

Die gesamte Schwanzmuskulatur wird von einer sehnigen Scheide umgeben, die an der Schwanzwurzel mit der Haut durch lockeres Bindegewebe zusammenhängt.

### A. Extensoren des Schwanzes:

1. Der M. levator (extensor) caudae lateralis: cfr. Fig. 8, stellt eine Fortsetzung der M. longissimus dar und

entspringt von der Dorsalfläche der Querfortsätze der Lumbal- und Sakralwirbel sowie von einer Reihe von Schwanzwirbeln; mit seiner oberflächlichen Partie z. T. auch noch von der über ihm liegenden Fascia lumbodorsalis. Er ist ein schmaler, ventralwärts sich verjüngender, gleichsam keilartig zwischen die kurzen und langen Muskeln der Wirbelsäule eingeschobener Muskel. Während er ventro-kranialwärts immer neues Ursprungsgebiet zu erreichen sucht, löst er sich dorso-kaudalwärts in zahlreiche Muskelbündel auf, aus denen lange, dünne Sehnen hervorgehen. Diese inserieren an den Proc. mammillares der hintersten Schwanzwirbel. Zieht man die einzelnen langen Sehnen auseinander, so gewinnt die Oberfläche des Muskels das Aussehen einer Terrasse.

2. Der M. levator (extensor) caudae medianus cfr. Fig. 8, liegt medianwärts vom vorigen und ist bei weitem schwächer entwickelt als dieser. Er setzt sich aus einer Anzahl kleiner Muskelchen zusammen und ist als eine Fortsetzung des M. semispinalis dorsi und M. multifidus anzusehen. Man kann ihn praktisch in 2 Gruppen einteilen. Die Muskeln der einen Gruppe entspringen von den Proc. spinosi der Sakral- und vordersten Schwanzwirbel und gehen zu dem Proc. spinosus des nächst folgenden Wirbels; das andere Mal verlaufen die Muskelbündel schräg kaudal-lateralwärts und inserieren am oberen Ende entweder des nächsten (diese Züge sind am schwächsten entwickelt), oder erst des übernächsten Schwanzwirbels oder aber ein Teil desselben überspringt sogar einige Wirbel, um dann an weiter kaudalwärts gelegenen Wirbeln zu inserieren.

3. Die Mm. intertransversarii caudae sind Muskelbündel, die sich zwischen den Proc. transversarii oder den entsprechenden Auswüchsen der Sakral- und Caudalwirbel erstrecken. Sie sind identisch mit den M. intertransversarii der Wirbelsäule und inserieren an der Dorsalfläche der Proc. transversarii des ersten Sakralwirbels, lateral von dem auch hier entspringenden M. extensor caudae lateralis, der sie im Ursprungsgebiet

teilweise überdeckt. Die Sehnen dieses Muskels gehen von den hinteren Querfortsätzen eines Wirbels aus und überspringen den nächsten, um an den vordern Querfortsatz des folgenden Wirbels zu inserieren.

## B. Flexoren des Schwanzes.

1. Der M. flexorius caudae medianus, cfr. Fig. 9, liegt beiderseits neben der Mittellinie des Schwanzes; er entspringt vom 4. Sakral- und den vordersten Schwanzwirbeln; seine oberflächlichen Fasern vereinigen sich zu Sehnen, welche an die Hypapophysenknochen eines der nächsten Wirbel ansetzen.

2. Der M. flexorius caudae lateralis, cfr. Fig. 9, liegt lateral vom vorigen und nimmt die ganze Ventralfläche des Schwanzes ein; er entspringt in der Höhe des Promontoriums von der Vorderfläche des Os sacrum beiderseits und von den ersten Schwanzwirbeln als ein beinahe 1 cm breites Muskelbündel; er zerfällt allmählich in eine Reihe langer dünner Sehnen, die über die ganze Ventralfläche des Schwanzes hinziehen, um an den letzten Wirbeln zu inserieren.

3. Die Mm. ileococcygeus + pubococcygeus, cfr. Fig. 9, sind mit einander verwachsen und liegen in dem Beckenraum. Sie entspringen von der Articulatio sacro-iliaca, der Fascie der M. psoas und dem Ramus horizontalis ossis pubis, als eine 3 cm breite Muskelplatte. Nach unten zu verjüngt sich der Muskel, so dass er eine dreieckige Gestalt gewinnt. Er geht in 3 Sehnen aus, die beiderseits konvergierend über den M. flexorius caudae lateral. hinweglaufen, um an den Hypapophysenknochen der Schwanzwirbel 3, 4, 5 zu inserieren. Die Aussenfläche des Muskels liegt der Innenfläche des M. coccygeus an; mit seiner ventralen Partie deckt er noch teilweise den M. obturator internus. Beide Muskeln zusammen bilden einen Trichter, durch welchen das Rectum und der Genitalapparat hindurchtritt.

### C. Abduktoren des Schwanzes, cfr. Figg. 10, 11.

Der wichtigste Abduktor ist der M. coccygeus, Figg. 10, 11. Während rechts der Muskel deutlich durch eine dreieckige Spalte in 2 Muskeln gespalten ist, wovon der kranialwärts gelegene infolge seiner topographischen Lage dem Lig. spinoso-sacrum beim Menschen entspricht, der andere aber als der dem M. coccygeus beim Menschen entsprechende anzusehen ist, ist links diese Trennung nur angedeutet. Der Muskel entspringt an der Spina ossis ischii und teilweise noch von dem Ramus descendens ischii; er hat hier eine Breite von über 1 cm. Unter allmählicher Verbreiterung zieht er zu den Steissbeinwirbeln hinüber, wo er an der Ventralseite der Proc. transversarii der 4—5 ersten Steissbeinwirbel inseriert. Zwischen den Proc. transvers. ist er namentlich in seiner Endpartie teilweise verwachsen mit den M. intertransversarii caudae.

Eine Abduktion des Schwanzes in ventro-lateraler Richtung wird, wie schon erwähnt, hervorgerufen durch die Wirkung der kaudalen Partie des M. glutaeus maximus. Ein eigener M. caudofemoralis ist nicht beobachtet worden.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit den Befunden beim Menschen, so findet man, wie schon oben angedeutet, dass die dem Lig. spinoso-sacrum beim Menschen aus topographischen Gründen entsprechende Partie hier noch vollständig muskulös und auf der linken Seite mit dem M. coccygeus verwachsen ist. Die Bedeutung dieser Thatsache wurde schon oben bei der Besprechung der Zusammengehörigkeit des Lig. spinoso-sacrum mit dem M. coccygeus verwertet. Das Vorhandensein zweier Flexoren, eines Flexor medianus und lateralis, ist insofern für die vergleichende Beurteilung von Wert, als eben beim Menschen auch das Auftreten zweier Curvatores beobachtet wurde. W. Gruber veröffentlicht in Virchows Archiv, 1887, Bd. CIX, Heft 1, die Abbildung eines M. curvator coccygis accessorius, des einzigen

bis jetzt beobachteten Falles. Neben einem schön ausgebildeten Curvator läuft durch eine tiefe Furche von ihm getrennt ein zweiter, etwas längerer und breiterer Muskelstrang auf dem M. ischio-coccygeus herab. Derselbe entspringt von den Proc. transversi der beiden untersten Kreuzbeinwirbel und der äusseren Umrandung des letzten Foramen sacrale und inseriert zusammen mit dem normalen Curvator am Rande des 4. und 5. Steissbeinwirbels. Gruber setzt diesen M. curvator coccygis accessorius analog dem Flexor caudae lateralis der langgeschwänzten Tiere, so dass also der gewöhnliche Curvator des Menschen dem M. flexor caudae medianus entspräche. Das Auftreten eines solchen Curvator accessorius spricht also dafür, dass der Mensch jederseits früher mindestens 2 Flexores caudae besass.

### Schwanzmuskulatur beim Schimpanse, cfr. Fig. 12.

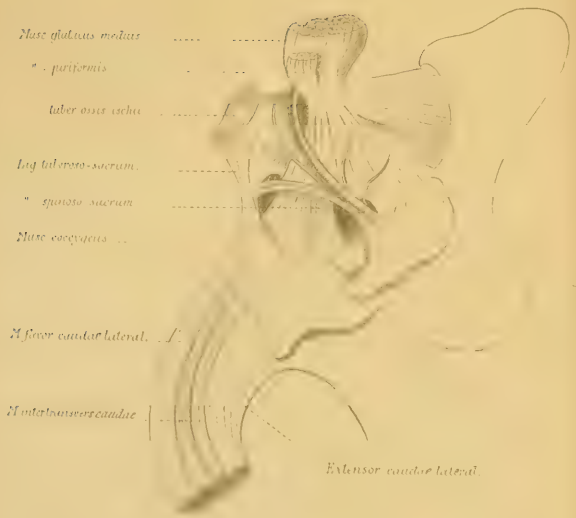
Hier wurde nur der M. coccygeus beobachtet. Der Befund war folgender: Der M. coccygeus erscheint beiderseits als eine kaudale Fortsetzung des Lig. spinoso-sacrum; er entspringt beiderseits mit ihm von der Spina ischii; während aber die Fasern dieses Bandes sofort vom Ursprung an einen kranio-medianwärts gerichteten Verlauf nehmen, biegen die Fasern des Muskels bald nach dem Ursprung bogenförmig nach unten um und ziehen mit der Hauptmasse ihrer Fasern zum Seitenrand des Os coccygis, wo sie inserieren. Die kaudalwärts gelegenen Bündel verstreichen, namentlich rechts, wo der Muskel weiter kaudalwärts reicht, mit den Fasern des M. levator ani. Der Muskel ist der Hauptsache nach zusammengesetzt aus richtigen Fleischbündeln; nur einige sehnige Züge durchziehen ihn. Ganz ähnlich wie beim Menschen ist auf beiden Seiten das Lig. spinoso-sacrum von Muskelfasern durchsetzt, so dass auch hier die Zusammengehörigkeit des Ligamentes und des Muskels in schöner Weise ausgesprochen ist, denn neben dem gemeinsamen Ursprung beider bestehen auch noch Verbindungen in Form

von Mukelfasern, die teilweise vom Ligament sich abzweigen, zum grössten Teil aber von ihm entspringen und zum M. coccygeus hinziehen. Rechts ist dies in der Nähe des Seitenrandes des Kreuz- und Steissbeins auffallend ausgesprochen; hier entspringt vom Ligament ein über 1/2 cm breiter Muskelzug, der fast rechtwinkelig von der Faserrichtung des Ligamentes abgeht und unter allmählicher Verschmälerung (so dass daraus eine dreieckige Gestalt resultiert) zum M. coccygeus hinzieht, mit dessen kranialwärts gelegenen Fasern er sich vereinigt. Auch links ist ein solcher, wenn auch schwächerer Muskelzug vorhanden. Die Masse des Muskels sind beiderseits nahezu gleich; an der Spina hat der Muskel eine Breite von 1/2 cm, an seiner Insertion eine solche von 1 cm. Der gerade Längsdurchmesser misst beinahe 2 cm. Vom M. levator ani trennt ihn beiderseits ein mit Fett ausgefüllter Zwischenraum.

Von einem M. sacrococcygeus anticus und posticus war auch nicht eine Spur vorhanden. Dieser Befund stimmt ganz genau überein mit demjenigen Gegenbaurs und Jacobis; auch sie vermissten jede Andeutung eines Muskels; ob aber überhaupt den Anthropoiden ein Musculus sacrococcygeus zukommt oder nicht, kann nur auf Grund eines umfangreichen Materials entschieden werden; denn es können die bis jetzt untersuchten Fälle gerade solche sein, die solchen beim Menschen entsprechen, wo auch nicht eine Andeutung von Muskulatur vorhanden ist; dass aber der M. sacrococcygeus ant. und post. bei den Anthropoiden nicht konstant vorkommt, das dürfte durch den wiederholten Mangel ziemlich klargelegt sein. Jedenfalls aber ist sicher anzunehmen, dass auch hier früher Schwanzmuskeln vorhanden waren, denn dafür spricht vor allem die heute noch nachweisbare Existenz des M. coccygeus, d. h. eines ächten Schwanzmuskels. In welcher Weise er bei dem Rudimentärwerden der Schwanzmuskulatur in Mitleidenschaft gezogen wurde, darauf soll erst später näher eingegangen werden.

## Musculus coccygeus.

11.




12

13.

C. Kupf. München lith.

Verlag v. J. F. Bergmann Wiesbaden

## IV. Untersuchungen an Embryonen und Kindern.

Ebenso wenig positive Resultate bezügl. der Anlage und des Auftretens des M. sacrococcygeus ant. und post. ergeben meine Untersuchungen an 4 Präparaten von Embryonen bezw. Kindern; aber auch hier muss bezüglich dieser Muskeln dasselbe gesagt werden, was oben schon beim Schimpanse erörtert wurde, nämlich dass man erst auf Grund eines ausgedehnten und umfangreichen Materials zu einem befriedigenden Schlusse zu kommen hoffen darf. Dass dabei embryologische und histologische Studien sich die Hand reichen und dass Serienschnitte angefertigt werden müssen, ist selbstverständlich. Jacobi, der eine Anzahl Embryonen mikroskopisch untersuchte, konnte quer gestreifte Muskelfasern mit voller Sicherheit nicht konstatieren. An den Schnitten des 4 und 5 monatlichen Embryo waren Faserzüge sichtbar, welche sich vom letzten Coccygeal- bis zum V. Sakralwirbel erstreckten. Sie nahmen nach oben hin an Breite zu, indem von jedem Steissbeinwirbel eine Verstärkungsportion hinzutrat. Dieser Zug entsprach nach Jacobi offenbar dem späteren Bandapperat.

Es sei hier der von L. Gerlach beschriebene, sehr merkwürdige Fall von Schwanzbildung bei einem Embryo vom 4. Monat erwähnt, da er gegenüber den sonst gemachten negativen Befunden, über die Anlage der Schwanzmuskeln, positive Thatsachen aufweist. Während in der Regel in jener Embryonal-Periode der schwanzartige Anhang des Embryo nicht mehr zu existiren pflegt, handelte es sich bekanntlich beim Gerlach-schen Fall um einen aus der Steissgegend frei hervorragenden Schwanzfaden von 17 mm Länge und am Abgang um einem Breitendurchmesser von 2 mm, bei einer Kopfsteisslänge von 7,6 cm, und einer Gesamtlänge von 10,8 cm. Die genauere Untersuchung ergab, dass der Schwanzfaden nicht nur direkt mit dem letzten, knorpelig angelegten Coccygealwirbel zusammen-

hing, sondern dass auch die Chorda dorsalis noch im Innern desselben deutlich zu erkennen war; und was hier für unseren Fall das wichtigste ist, es konnten deutlich Muskelbündel nachgewiesen werden, die ihrer Lage nach mit nichts anderem zu vergleichen waren, als mit dem Musculus curvator der Tiere. Wie aber Gerlach richtig bemerkt, darf man nicht erwarten, dass es dieser Embryo, falls er älter geworden wäre, zu einem richtigen, durch Hartgebilde gestützten Schwanz gebracht hätte; er führt dafür mehrere Beweisgründe ins Feld, die alle andeuten, dass bereits eine „Korrektion", eine Rückkehr zum normalen Bildungsgange, d. h. eine regressive Metamorphose des Schwanzes angebahnt war (cfr. Wiedersheim op. citat 1893 pag. 24), allein der morphologischen Bedeutung, die dieser Fall für unsere Frage hier hat, thut dieses keinen Eintrag.

Bei sämtlichen untersuchten Embryonen und Kindern fand sich dagegen, gerade wie bei den Erwachsenen, schön ausgebildet der M. coccygens, der betreffs seines Ursprungs, seines Verhältnisses zum Lig. spinoso-sacrum und seiner Insertion sich genau in der gleichen Weise verhielt, wie beim Erwachsenen. cfr. Fig. 13.

## V. Zusammenfassung.

Fasse ich nun die Resultate dieser Untersuchungen zusammen, so ergiebt sich daraus, dass die Schwanzmuskulatur beim Menschen heutzutage noch teilweise vorhanden ist, und zwar häufig in besserer Ausbildung, als man früher anzunehmen geneigt war. Dafür sprechen vor allem meine an 16 Leichen gewonnenen Resultate, welche sich fast ganz mit denjenigen Jacobis decken, eine Thatsache, die wohl kaum nur auf ein zufälliges Zusammentreffen zurückzuführen sein dürfte. Für die Aufstellung einer Statistik ist die Zahl der untersuchten Leichen allerdings noch viel zu klein, zumal Jacobi seine 56 Leichen nur auf die Mm.

sacrococcygeus anticus und posticus hin untersucht hat. Auch die Angabe von Watson, dass er an 1000 Leichen den M. sacrococcygeus anticus nur einmal gesehen habe, kann zu einer statistischen Verwertung nicht wohl verwendet werden; denn Watson wird sich, wie Jacobi meint, wohl kaum der Mühe unterzogen haben, jedes Steissbein genau auf das Vorhandensein des genannten Muskels hin zu untersuchen. Verwerten wir die 72, auf den vorderen und hinteren Steissbeinmuskel genau untersuchten Leichen zu einer prozentualen Berechnung über das Vorkommen dieser Muskeln beim Menschen, so ergiebt sich:

M. sacrococcygeus anticus 6 mal s. 8.3%
M. sacroccygeus posticus 2 mal s. 2.7%.

Bei den von mir untersuchten 16 Leichen fand sich der M. coccygeus, wie schon oben angedeutet, in allen Fällen, in 3 aber nur einseitig.

Befremdend ist — und auf diese Frage möchte ich noch etwas genauer eingehen — die so auffallende quantitative Ungleichheit im Auftreten der einzelnen Schwanzmuskeln. Zunächst drängt sich der Gedanke auf, dass, nachdem einmal der Schwanz als funktionierendes Organ geschwunden war, die gesamte Schwanzmuskulatur in gleicher Weise hätte rudimentär werden müssen, statt dessen aber finden wir heute jene grosse Verschiedenheit in dem Auftreten der einzelnen Muskeln. Worauf beruht nun dieses? — Offenbar auf einer verschiedenen physiologischen Dignität der einzelnen Muskeln und auf einem verschiedenen Verhalten derselben zu ihrer Umgebung, d. h. zu Nachbarorganen, die ihren Einfluss bald in dieser bald in jener Richtung zu bethätigen geeignet sind. So wird z. B. ein Muskel früher ins Schwanken geraten, welcher a priori schon gering entwickelt und einer geringeren physiologischen Leistung fähig war, als ein anderer, bei welchem jene Bedingungen nicht zutreffen. Wenden wir diese Voraussetzungen auf die heute noch

in die Erscheinung tretenden Schwanzmuskeln des Menschen an, so können wir behaupten, dass der M. coccygeus früher, d. h. in dem der Species Homo sapiens unmittelbar vorausgehenden phylogenetischen Stadium stärker entwickelt gewesen sein muss, als die beiden anderen Muskeln, die wir schon in weit höherem Grade degeneriert und nur noch zuweilen bezw. sehr selten wieder auftauchen sehen. Sicherlich spielen dabei, wie oben schon angedeutet, auch äussere Verhältnisse eine nicht unwichtige Rolle. So erwächst dem M. coccygeus von Seiten des Lig. tuberoso-sacrum eine schützende Wand, welche ihn vor dem etwaigen Einflusse der immer mächtiger sich ausgestaltenden Glutaeal-Massen zu schützen imstande ist.

Im Gegensatz zu dem M. coccygeus sehen wir uns bei den Mm. sacrococcygeus anticus und posticus zu der Annahme gezwungen, dass diese Muskeln schon in viel früheren Stadien der menschlichen Entwickelung ihre physiologische Rolle auszuspielen begannen. Mit andern Worten: Die Fähigkeit der Krümmung und Streckung des Schwanzes ist dem Menschen schon viel länger verloren gegangen, als die der Seitwärtsziehung (Abduktion). Die beiden erstgenannten Funktionen sind nur denkbar bei einer gelenkigen Verbindung der einzelnen Sakral- und Coccygeal-Wirbel untereinander und eine solche ist unter stetiger Verkürzung der gesamten Schwanzwirbelsäule dem Menschen, bezw. Vormenschen sicherlich längst verloren gegangen. Was sich aber zuweilen, zumal beim weiblichen Geschlechte bekanntlich noch erhält, das ist eine gelenkige Verbindung zwischen Steiss- und Kreuzbein, und dieser Umstand erscheint mir sehr beachtenswert bezüglich der auch heutzutage nicht völlig erloschenen Abduktionsmöglichkeit des Os coccygis. Auf Grund dieses findet auch die relativ gute Entwickelung des M. coccygeus eine befriedigende Erklärung.

Was die Reduktion des Schwanzkrümmers und Schwanz-

streckers anbelangt, so spielen dabei sicherlich neben jenen synostotischen Prozessen am Kreuz- und Steissbein auch noch andere Umstände, wie z. B. die Erwerbung des aufrechten Ganges, die dadurch gesetzte Beckenneigung, sowie alle jene am Exitus pelvis in die Erscheinung tretenden, sekundären Veränderungen eine grosse Rolle, ohne dass es bis jetzt gelänge, einen befriedigenden Einblick in die einzelnen Vorgänge zu gewinnen.

Die Frage, ob die Vorfahren des Menschen früher mit einem Schwanze ausgestattet waren, hat von jeher grosses Interesse hervorgerufen nicht nur bei den Gelehrten, den Anatomen und Anthropologen, sondern auch in weiten Kreisen des Volkes; schien doch mit der Lösung jener Frage zugleich die Kardinalfrage der Descendenztheorie nach der Abstammung des Menschen von einem tierischen, affenähnlichen Urahn entschieden werden zu können. Kein Wunder also, dass sich die Forschung jener Frage mit grossem Eifer zuwandte, und dass sich im Laufe der letzten Decennien eine beträchtliche Litteratur hierüber angesammelt hat. Als Beweis für die Annahme, dass der Vormensch mit einem richtigen beweglichen Schwanze ausgestattet war, gelten heutzutage folgende, auf anatomischem und entwickelungsgeschichtlichem Gebiete gewonnenen Thatsachen:

1. Das Steissbein des ausgewachsenen Menschen mit seinen 3—6 Kaudalwirbeln.
2. Die zwei kaudalen Spinalnerven.
3. Der Steisshaarwirbel mit Foveola und Glabella coccygea, die Anordnung der Haare jenes Wirbels, welche deutlich darauf hinweist, dass hier einmal eine Hervorragung am Rumpfe bestanden hat.
4. Die Variabilität im Schwanzgebiet überhaupt.
5. Das Vorhandensein der Schwanzmuskulatur, welches strikte beweist, dass es sich bei den Vorfahren des Menschen um einen freien beweglichen Schwanz gehandelt haben muss.

6. Das Auftreten sogen. geschwänzter Menschen, vorausgesetzt dass der betreffende Anhang nicht nur häutiger oder fettiger Natur ist, sondern dass er noch Gebilde enthält, die die Diagnose auf einen rudimentären Schwanz sicher stellen, wie z. B. die Chorda bezw. Teile des knorpeligen oder knöchernen Achsenskeletts.

Von Interesse erscheint auch der Hinweis auf die Schwanzwirbelsäule der höchststehenden Affen, der Anthropoiden, welche z. T. bereits eine noch gewaltigere Rückbildung erfahren hat, als die menschliche, was sich ja auch, wie oben auseinandergesetzt wurde, in der betreffenden Muskulatur ausspricht.

Den wichtigsten Beweis für das Vorhandensein eines Schwanzes bei den Vorfahren des Menschen liefert uns die Embryologie, in sofern sie zeigt, dass der menschliche Embryo in frühen Entwickelungsstufen einen äusserlich sichtbaren und sozusagen einen höher entwickelten Schwanz hat, als er dem ausgebildeten Menschen zukommt. Ich kann mir übrigens ein näheres Eingehen auf diesen Punkt ersparen, da derselbe in der Schrift von R. Wiedersheim (l. c.) bereits die eingehendste Berücksichtigung erfahren hat.

(Aus dem vergleichend-anat. Institute der kaiserl. Universität Jurjew [Dorpat]).

---

# ZUR REGENERATION DES UTERUSEPITHELS NACH DER GEBURT

von

**Dr. med. A. KIERSNOWSKI.**

*Hierzu Tafel XXXVIII bis XL.*

## Einleitung.

Die nachstehend mitgeteilten Untersuchungen begann ich im März 1893 auf den Vorschlag des Herrn Prof. Dr. Barfurth. Die Angabe Duvals, dass der im Uterus der Ratte und Maus durch die Ablösung der Placenta entstandene Epitheldefekt durch Bindegewebszellen der Schleimhaut, die sich in Epithelzellen umwandeln, gedeckt würde, hatte Prof. Barfurth in seinem ersten Referat über den jetzigen Stand der Regenerationslehre" (Barfurth 8) für „sehr auffallend" erklärt und er äusserte mir gegenüber den Wunsch, durch eine von mir anzustellende Untersuchung ein eigenes Urteil zu gewinnen. Ich sammelte deshalb im Frühling und Sommer 1893 das keineswegs leicht zu beschaffende Material und begann dann die Bearbeitung desselben. Mittlerweile hatte Herr Prof. Dr. Strahl in Marburg denselben Gegenstand einem Studium unterworfen und veröffentlichte die wichtigsten Resultate seiner Forschung, soweit sie die Nager betrifft, als ich mit der Untersuchung meiner Präparate fertig war und schon mit der Herstellung der Zeichnungen begonnen hatte. Es wird sich zeigen, dass ich in den wesentlichsten Punkten zu demselben Resultat gekommen war, wie Professor Strahl. Man wird dann ausserdem neue Beobachtungen finden, die sich besonders auf die beiden ersten Tage post partum und die merkwürdigen Degenerationserscheinungen im Uterusepithel beziehen.

Ein Teil der vorliegenden Untersuchungen wurde von mir

in meiner Inaugural-Dissertation, die in russischer Sprache erscheinen musste, veröffentlicht. Herr Professor Dr. Barfurth hat mich nicht nur bei der Arbeit beständig unterstützt, sondern mir auch bei Abfassung des deutschen Textes Hülfe geleistet; ich sage ihm dafür herzlichen Dank.

## A. Historisches.

Während die Litteratur über die Bildung der Placenta von Jahr zu Jahr gewaltig zunimmt, sind die Angaben der Forscher über die degenerativen und regenerativen Vorgänge in der Uteruswand und speziell über das Epithel verhältnismässig spärlich und dürftig. Ich hebe von diesen Angaben folgende hervor:

1. Straus et Sanchez-Toledo beschreiben die innere Oberfläche der Gebärmutter des Kaninchens gleich nach der Geburt; sie fanden dieselbe sehr reich an Falten, von dunkelroter Farbe, stark hyperämisch; was die mikroskopische Untersuchung der Gebärmutter gleich oder einige Stunden nach der Geburt anbetrifft, so fanden sie ihre Schleimhaut stets in ihrer ganzen Ausdehnung mit unverändertem Epithel bedeckt, mit Ausnahme von ganz unbedeutenden Strecken, welche den Anheftungsstellen der Placentae entsprachen.

2. Fleischmann (Embryologische Mitteilungen Heft I, 70) giebt an, dass die Wand des Uterus bei der Katze am 10. Tage nach der Geburt bloss aus der Muskelschicht besteht, deren innere Oberfläche mit Bindegewebe bedeckt ist. Das letzere ist stark mit Lymphzellen infiltriert und lässt Überreste von Drüsen nachweisen, welche sich abkapseln und zerfallen. Mit Epithel ist aber die innere Oberfläche des Uterus gar nicht bedeckt.

3. Duval erforschte die Regeneration bei den Nagern und bemerkt, dass bei dem Kaninchen gleich nach der Geburt die Anheftungsstelle der Placenta von der benachbarten Schleimhaut plötzlich bedeckt wird, indem die letztere sich über die Stelle,

welche von der Placenta verlassen und durch Verlust des Epithels entblösst worden ist, vorschiebt. Dies soll nach seiner Meinung folgendermassen zu stande kommen: die während der Schwangerschaft bis zum Maximum erweiterte Uterushöhle wird nach der Geburt, sobald die Frucht und die Placenta aus dem Uterus entfernt werden, plötzlich bis auf verhältnismässig sehr geringe Dimensionen reduziert, und die Schleimhaut erscheint jetzt grösser als es nötig ist zur Bedeckung der ganzen inneren Oberfläche des kleiner gewordenen Uterus; sie bildet zahlreiche Falten, welche sich über die vom Epithel entblössten Strecken vorschieben und dieselben vollkommen bedecken. An der Stelle der inneren Oberfläche, an welcher die Abtrennung der Placenta stattfindet, soll nach ihm von der Schleimhaut nichts weiter zurückbleiben, als kleine Gefässe, in eine ganz dünne Schicht Schleimhaut eingebettet, welche die innere Oberfläche der Muskelschicht bedeckt. Nicht einmal Drüschen werden in ihr bemerkt. Die beschriebenen Vorgänge studierte er an einem Präparate, welches so dargestellt worden war, dass an ihm die Muskelkontraktion in den Uteruswänden nach der Geburt unmöglich gemacht wurde.

Werden dagegen die Uteruswände ganz ungestört gelassen, so kontrahiert sich der Uterus, und es wird gleich nach der Geburt nicht mehr möglich die frühere Anheftungsstelle der Placenta nachzuweisen. Er stellt auf Abbildungen dar, wie rasch sich der Uterus kontrahiert und wie sein Querschnitt, d. h. die Dicke seiner Wände zunimmt. Er sagt: D'après les mensurations prises sur des pièces durcies, sur des utérus à terme conservés avec le placenta et le foetus en place, on s'attendrait à trouver après la parturation une plaie à vif. Au lieu de cela, on à peine à retrouver, par le seul examen de la surface de la muqueuse, la région où avait lieu l'insertion du placenta; elle apparaît non comme une surface mise à nu dans une étendue semblable à celle d'une piéce de deux francs, mais bien comme un point autour

duquel la muqueuse est froncée ainsi que les bords d'une bourse qu'on vient de fermer; souvent les lèvres de cette ouverture sont légèrement renversées vers la cavité de l'utérus". Diese, vom Epithel entblösste Oberfläche wird jetzt zu einer tunica submucosa (sousmuqueuse), und es wird in ihr eine geringe Menge von ergossenem Blut gefunden. Über die mikroskopische Untersuchung von Schnitten sagt er: „On y retrouve, en certains points de la région mésométrique, le lieu de détachement du placenta; mais la surface en est réduite à trois ou quatre millimètres, et elle n'est pas à nu; elle est recouverte par une muqueuse qui a glissé sur elle en venant des parties voisines". Er findet es hiernach nicht mehr merkwürdig, dass die Kaninchenweibchen so rasch wieder von neuem trächtig werden können, und dass man gleich nach der Geburt kolossale Mengen von Mikroben in die Uterushöhle von Nagern einführen kann, ohne dass dieselben irgend einen Schaden bringen.

Jedoch hebt er hervor, dass sich die Sache bei den Ratten und Mäusen anders verhält: es bleibt dort eine Strecke der inneren Oberfläche vom Epithel entblösst, welches erst nach einer gewissen Zeit (die er näher nicht angiebt) regeneriert wird. Den Vorgang dieser Regeneration schildert er folgendermassen: „Cette reproduction ne se fait pas graduellement par un processus centripète, en partant des cellules épithéliales existant à la périphérie de la plaie, mais brusquement et d'emblée sur toute la surface de la plaie par l'arrivée à cette surface de cellules émergeant du chorion muqueux et se transformant, une fois arrivées à la surface, en cellules épithéliales cylindriques". Da es auffallend erscheinen muss, dass Zellen von Geweben verschiedener embryologischer Herkunft sich ineinander umwandeln sollen, weist er darauf hin, dass der Uterus, wie bekannt, aus den Müllerschen Gängen gebildet werde und das Epithel dieser Gänge vom peritonealen Epithel abstamme, folglich vom Mesoderm. Da nun die Bindegewebszellen der Uteruswand

ebenfalls mesodermalen Ursprungs seien, so findet er es nicht wunderbar, dass die Regeneration von Zellen, die vom Mesoderm stammen, auf Kosten anderer Zellen dieser Art stattfindet.

5. Strahl giebt abweichend von Fleischmann an, dass sowohl bei der Katze, wie beim Hunde gleich nach der Geburt die ganze innere Uterusoberfläche mit Epithel bedeckt ist, mit Ausnahme der Anheftungsstelle der Placenta, welche entblösst bleibt.

Auch mit Duval ist er nicht einverstanden und sagt: „Ich nehme an, dass die Regeneration des Epithels im Uterus der Maus post partum durch das Epithel erfolgt". Darin aber ist er mit ihm wohl einverstanden, dass die ganze innere Oberfläche, mit Ausnahme der Anheftungsstelle der Placenta, sogar bis zum letzten Augenblick vor der Geburt, mit Epithel bedeckt bleibt. Dieser Defekt ist so gering, dass, um denselben zu decken, eine ganz unbedeutende Zeit in Anspruch genommen zu werden braucht, und damit erklärt er, wie Duval, den Umstand, dass man so häufig die Tiere sehr bald nach der Geburt von neuem trächtig werden sieht. Er findet ohne Schwierigkeit bei den weissen Mäusen nach der Sektion in den ersten Tagen nach der Geburt die Anheftungsstellen der Placentae als kleine Hervorragungen in der Uterushöhle, als kleine Fleckchen von unregelmässiger Gestalt auf dem mesometralen Teil des Uterus. Am ersten und zweiten Tag findet er den Uterus verhältnismässig ziemlich gross, und in den Falten sieht er Schleimhaut. Mitosen im Epithel fand er in dieser Zeit nicht. Auf den Schnitten findet er am dritten Tage die innere Uterusoberfläche mit unverändertem Cylinderepithel bedeckt. Die vom Epithel entblössten Anheftungsstellen der Placentae sind mit flachen Bindegewebszellen bedeckt. Im Epithel bemerkt er Mitosen, und zwar nicht allein im oberflächlichen Epithel, sondern auch in neuentstandenen Drüschen. Es kommt zu einer lebhaften Vermehrung der Epithelzellen und der Epitheldefekt wird gedeckt. In Betreff der Nager kommt es zu folgendem Schluss: „Nimmt man also zu-

sammen, dass einerseits an der Placentarstelle Übergangsformen zwischen Bindegewebszellen und Epithelien fehlen, andererseits in dem Uterusepithel eine lebhafte Vermehrung der Epithelzellen beobachtet wird, so ist wohl der Schluss berechtigt, dass der Epitheldefekt an der Placentarstelle durch seitliches Vorschieben des Epithels über den epithelfreien Abschnit bewirkt wird." Dann sagt er, dass nach der Bedeckung von Epitheldefekten die sich vermehrenden Zellen zur Drüsenneubildung verwendet werden. Alte Drüschen waren gleich post partum an Placentarstellen nicht zu sehen, oder nur in ganz unbedeutender Zahl. Er bemerkt, dass in Betreff der Drüsen zwischen dem Uterus der Maus und demjenigen der Hündin ein Gegensatz existiert: „Das Verhalten der Drüsen in dem Uterus der Hündin ist insofern von dem der Maus total verschieden, als hier die Drüsen in ihren tieferen Teilen während der Trächtigkeit namentlich unter der Placentarstelle in grosser Mächtigkeit erhalten bleiben und wenn dann der Eisack ausgestossen wird, so ist auch an der Placentarstelle gleich wieder eine Drüsenschicht vorhanden."

Was den menschlichen Uterus post partum anbetrifft, so ist die Litteratur darüber ziemlich umfangreich. Eine ausführliche Besprechung derselben ist aber hier wenig am Platze, weil sich meine Untersuchungen speziell auf Tiere beziehen und man jetzt weiss (Strahl, 88), dass gerade in Bezug auf Placentarbildung, Decidua und Regeneration post partum sehr grosse Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Species bestehen; eine Verallgemeinerung der Befunde ist also hier nur mit grosser Vorsicht und mit starken Einschränkungen möglich. Ich begnüge mich deshalb mit einigen wenigen Angaben aus der Litteratur der neuesten Zeit.

Die Regeneration der Uterinschleimhaut nach der Menstruation, bei welcher eine Abstossung der oberflächlichen Epithelien erfolgt (Wyder, 94, p. 24 ff., Leopold, 56, p. 136 ff.), geschieht nach Leopold (56, p. 137) in folgender Weise: „Die

oberflächlichen Lücken füllen sich durch Vermehrung der Zellplättchen aus und von dem Cylinderepithel der Drüsen wachsen junge Zellen ringsum nach aufwärts, um das Zwischengewebe mit einer Decke zu bekleiden."

Nach Langhans (52, p. 296) bedarf die Vorstellung, dass die innere Oberfläche des Uterus nach der Geburt eine grosse Amputationsfläche sei, einer Korrektur. Für die puerperale Regeneration der Uterinschleimhaut ist die Erweiterung der Drüsen, die bei der Placentarbildung vor sich geht, nicht ohne Bedeutung. „Denn durch Loslösung der Decidua werden die erweiterten Drüsen blossgelegt, die in ihrer Tiefe vollständig mit Epithel ausgekleidet sind. Epithelfrei sind nur die oberflächlichen, sehr schmalen Septa . . . . . Und dies ist die Folge der Vorgänge, die während der Schwangerschaft an der Uterindrüse verlaufen, Folge ihrer Erweiterung, durch welche schon im voraus die Fläche gebildet und zum Teil mit einem Epithel bekleidet wird, welche später freie Oberfläche werden soll. Die Regeneration des Epithels, soweit dieselbe ins Puerperium fällt, ist nur der Abschluss eines Häutungsprozesses, dessen weitaus grössere Hälfte in die Schwangerschaft fällt." Hiernach geschieht also die Epithelregeneration von den persistierenden tieferen Epithellagen der Uterindrüsen.

Kahlweiss, der unter E. Neumann arbeitete, beobachtete einen körnigen Zerfall der Drüsenepithelien post partum. „An Stelle des alten hohen Cylinderepithels tritt ein junges, noch sehr niedriges. Mit diesem jungen Epithel nun ausgekleidet, treten die Drüsen an die Oberfläche und wird nun diese von den jungen Epithelien aus überzogen" (44, p. 29). Obgleich hier über die Herkunft der jungen Epithelien nichts spezielles angegeben wird, darf man wohl aus der ganzen Darstellung schliessen, dass es als von den präexistierenden tieferen Epithellagen der Drüsenräume abstammend angesehen wird.

Entsprechende Anschauungen findet man bei Ziegler (96, p. 891), Schröder (82, p. 37), Runge (81, p. 149), O. Hertwig (42, p. 251) u. a.

Während also die Angaben über Regeneration des Uterusepithels noch ziemlich spärlich sind, haben uns die letzten Jahrzehnte umsomehr Untersuchungen über die Regeneration anderer Epithelien gebracht. Dieselben haben der Hauptsache nach übereinstimmende Resultate gehabt, und ich begnüge mich in Bezug auf sie die Namen Arnold, Klebs, Nussbaum und Peters zu nennen und auf das Referat von Barfurth „über den jetzigen Stand der Regenerationslehre" (8) zu verweisen. Es hat sich ergeben, dass die Regeneration des Epithels nach einer auf mechanischem oder chemischem Wege hergestellten Kontinuitätstrennung in zwei Phasen erfolgt. 1. Das an die Untersuchungsfläche grenzende Epithel strebt infolge der in seiner unmittelbaren Nachbarschaft entstandenen Lücke und des erfahrenen mechanischen oder chemischen Reizes die Defektstelle zu decken; es kommt zu einem seitlichen Vorschieben von Epithelzellen durch amöboide Bewegung derselben über den epithelfreien Abschnitt, bis alle Radien desselben, in deren Richtung sich diese Zellen bewegen, im Centrum zusammentreffen. Dann kommt es 2. zur Vermehrung der Zellen an den Wundrändern neben fortgesetzter Bewegung der Zellen von dem Rand des Defektes her. Die Vermehrung erfolgt nach dem Typus der indirekten Teilung (Mitosis). Die Zeit dieser Teilungen ist verschieden lang nach verschiedenen Autoren; sie ist von der Art des Versuchstieres, des Epithels, und von der Grösse des Defektes abhängig.

Peters macht noch die Bemerkung, dass die sich vorschiebenden Zellen, falls sie auf ihrem Wege einem Hindernis begegnen, daselbst halt machen, wodurch der Prozess der Regeneration verzögert wird.

## B. Methoden der eigenen Untersuchung.

Zu meinen Untersuchungen verwendete ich zwei Säugetierordnungen: Nager und Raubtiere, im ganzen 27 Weibchen nach der Geburt, ohne diejenigen zu rechnen, welche einer Vergleichung halber (im normalen Zustande) dazu gebraucht wurden.

Ich tötete die Tiere am 1., 2. u. s. w. bis 6. Tage nach der Geburt und falls mir genügend Tiere zu Gebote standen, so verdoppelte, ja verdreifachte ich die Versuche des ersten Tages, wobei ich die Zeit nach Stunden berechnete. So wurden z. B. am 1. Tage 3 Meerschweinchen 6, 16 und 18 Stunden nach der Geburt seziert, Kaninchen 8 und 16 Stunden nach derselben.

Nach Tötung des Tieres nahm ich möglichst rasch das linke Uterushorn heraus und unterband dasselbe über der Vagina; vom entgegengesetzten Ende (dem ovarialen) injizierte ich mittelst einer Injektionsspritze, unter Anwendung geringen Druckes, die Fixierungsflüssigkeit; nach Füllung des Horns unterband ich dasselbe am zweiten Ende und legte es auf eine Lage Watte in ein mit derselben Flüssigkeit gefülltes Glas. Das andere Horn nahm ich im ganzen heraus, zerschnitt es in so viele Teile, als Flüssigkeiten verwandt werden sollten, spannte sie unter Schonung der Schleimhaut auf Korkplatten mit Igelstacheln aus und legte sie in die betreffenden Flüssigkeiten ein. Die Stücke des anderen Horns wurden in verschiedenen Flüssigkeiten fixiert, nämlich in Kleinenbergscher, Hermannscher, Flemmingscher, Folscher Mischung, in Sublimat (wässerige konc. Lös.), in Chromessigsäure-Sublimat (Barfurth), Pikrinsalpetersäure nach P. Mayer und zur Kontrolle in Müllerscher Flüssigkeit und in Alkohol absolutus.

Die zu schneidenden Präparate wurden in Paraffin eingebettet, grössere Stücke immer in Celloidin.

## C. Makroskopische Befunde.

Bei allen von mir sezierten Tieren fand ich folgende topographischen Eigentümlichkeiten: An den ersten Tagen nach

der Geburt, sowohl bei den Nagern, als bei den Raubtieren, fand ich, nach Eröffnung der Leibeshöhle, das linke Uterushorn an das Peritonäum angelegt, in einer zur Hauptschnittebene (Medianebene) senkrechten Richtung; sein ovariales Ende befand sich, nach hinten und oben gerichtet, im linken Hypochondrium, das gegen die Scheide gerichtete Ende lag, gegen das rechte os innominatum gerichtet, in einer Entfernung von 1 cm von der Linea alba oder sogar noch etwas weiter nach rechts. Es lag also die Scheide schräg, in einer Richtung von unten nach oben rechts gegen die Lin. alba.

Das rechte Horn war stärker gedreht und bekam eine Richtung nach rechts hinten und oben.

Ausserdem war das linke stets länger, als das rechte.

Je später nach der Geburt das Tier seziert wurde, desto mehr war die Gebärmutter nach hinten zurückgedrängt, und die Dünndarmschlingen schalteten sich zwischen dieselbe und das Bauchfell ein. Es kam sehr oft vor, besonders bei den Meerschweinchen, dass sich bei der Schwangerschaft nur ein einziges Horn, und zwar meistenteils das linke, beteiligte, während das andere in ganz unverändertem Zustande war. Ich muss an dieser Stelle bemerken, dass ein Kaninchenweibchen, welches ich am 6. Tage nach der Geburt seziert habe, sich wiederum schwanger erwies; dasselbe war bei einem Meerschweinchen am 5. Tage der Fall. Meine makroskopischen Untersuchungen betrafen natürlich besonders die innere Oberfläche der Gebärmutter, und da ich dafür sorgte (um die Mitosen zu erhalten), dass die Präparate möglichst rasch in Fixierungsflüssigkeiten vollkommen unbeschädigt gebracht wurden, so gelang es mir bei den Nagern nicht, die Stellen zu finden, wo die Placentae befestigt gewesen waren, besonders da am 1. Tage, an welchem man dieselben noch finden könnte, die ganze innere Uterusoberfläche mit Gerinnsel und frischem Blut bedeckt war, wodurch

die genaue Besichtigung unmöglich wurde. Am 2. oder 3. Tage, nachdem die Gerinnsel bereits meist resorbiert oder durch Ausfluss aus der Vagina, aus dem Uterus entfernt worden waren, war die Schleimhaut infolge der Kontraktion der Muskelschicht so in Falten gelegt (Fig. 8), dass man die Placentarstellen sogar bei Lupenvergrösserung nicht nachweisen konnte.

Bei den Raubtieren dagegen erlaubte die bequeme (gürtelförmige) Gestalt der Placentae, wie wir das auf der Abbildung (Fig. 1) sehen, sogar nach der Fixierung die Stellen der Anheftung derselben zu unterscheiden.

Was die Beschaffenheit der inneren Uterusoberfläche anbetrifft, so kann ich darüber folgendes bemerken:

## I. Nager.

a) Meerschweinchen:

Am 1. Tage nach der Geburt ist die Gebärmutter von schlaffer Konsistenz, die innere Oberfläche teils mit Gerinnsel, teils mit blutigem Schleim bedeckt. Die Falten sind nicht zu sehen, sie werden vom Inhalt (Gerinnsel, Schleim) verdeckt. Die am 2. Tage sezierte Gebärmutter ist ebenfalls schlaff, der Inhalt aber nur in der Tiefe zwischen den Falten zu sehen, welch letztere rötlich erscheinen. Vom 3. Tage an wird die Farbe der inneren Oberfläche rotgrau. Die Faltenbildung wird mit jedem Täge stärker ausgeprägt, die Konsistenz derber, die ganze Gebärmutter kleiner.

b) Kaninchen:

Dieselben Erscheinungen mit dem Unterschiede, dass am 3. Tage ein rotgrauer, wenn auch spärlicher Inhalt noch sichtbar ist.

## II. Raubtiere.

a) Katze:

Leider hatte ich deren nur drei zur Beobachtung am 2., 3. und 5. Tage nach der Geburt. Am 2. Tage ist die Konsistenz

der Gebärmutter schlaff, die innere Oberfläche stark rot; die Anheftungsstellen der Placentae ihrer Zerklüftung wegen bemerkbar, der Inhalt besteht teils aus Blutgerinnsel, teils aus dunklem, flüssigem, mit Schleim gemischtem Blut. Am 3. Tage ist der Inhalt weniger reichlich, mehr mit Schleim gemischt. Die Falten sind stärker ausgeprägt. Am 5. Tage ist die vom Inhalt befreite innere Oberfläche rosenrot und sehr reich an Falten. Die Konsistenz ist derber.

b) Hunde:

Am 1. Tage sind die Wände der Gebärmutter sehr schlaff, obwohl sie selbst prall ist, des Inhalts wegen, welcher, nach dem Zerschneiden, als mit Schleim und Gerinnsel gemischtes Blut herausfliesst. Darnach bemerkt man ringförmige, zerklüftete Stellen, welche in die Gebärmutterhöhle vorragen (Fig. 1). Das sind die Anheftungsstellen der Placentae; sie sind mit fest anliegendem Gerinnsel bedeckt.

In den folgenden Tagen (2., 3., 4. und 5.), an welchen ich auch bei anderen Tieren eine allmähliche Verringerung des Inhalts beobachtete, der zuerst dunkelrot ist, später durch Schleimbeimischung heller wird, reinigt sich auch hier die innere Uterusoberfläche und infolge der allmählichen Zusammenziehung der Muskelschicht nimmt die Zahl der Falten zu. Doch ist noch am 7. Tage ein schleimiger Inhalt mit einer unbedeutenden Beimischung von Blut bemerkbar.

## D. Mikroskopische Befunde.

### A. Cavia cobaya.

a) Meerschweinchen IX (Nr. des Tagebuches); 6 Stunden post partum.

1. Präparat. Chromessigsäure-Sublimat. Borax-Karmin.

Dasselbe wurde der Uteruswand ausserhalb der Placentarstelle entnommen und die ganze Serie zeigt diese Wand in fast ganz normaler Struktur, nur dass sie allgemein ver-

dickt ist. Besonders ist die Drüsenschicht ausserordentlich mächtig. In der Tunica propria sieht man viele Leukocyten. Das Epithel ist durchaus normal; es besteht aus hohen schmalen mit Flimmern besetzten Cylinderzellen in geschlossenem Verbande. Hier ist also die Schleimhaut wenig oder gar nicht verändert. Zur Erklärung dieser, besonders am 1. Tage nach der Geburt etwas überraschenden Thatsache liegen zwei Möglichkeiten vor. Entweder werden die ausserhalb der Placentarstelle liegenden Schleimhautpartien in grossem Umfange zur Bildung einer Decidua (vera) gar nicht in Mitleidenschaft gezogen, oder aber die Beteiligung der Schleimhaut, speziell des Epithels, gehört einer früheren Phase an, so dass bei der Geburt das ganze Epithel längst restauriert ist. Ob eine dieser Möglichkeiten allein vorliegt oder ob beide in Betracht kommen, soll nachher besprochen werden. Hier genügt der Hinweis, dass für diesen Teil des Uterusepithels von einer Regeneration post partum keine Rede sein kann.

2. Präparat. Chromessigsäure, Flemming. Hämatoxylin-Orange.

Es zeigt in grosser Ausdehnung eine einfache Schicht ganz niedriger, kubischer oder platter Epithelzellen mit entsprechend platten Kernen, die sich auf den ersten Blick sehr auffallend von den normalen, dicht gedrängt stehenden, hohen, schmalen Cylinderzellen unterscheiden. Sie stellen den neuen Epithelbelag dar, also die erste Leistung der Regeneration. Der Ursprung dieser Zellen wird aus dem allmählichen Uebergang der platten Epithelien zu kubischen und hohen Cylinderzellen ersichtlich. Es findet hier eine Verschiebung und Ausbreitung der restierenden „verjüngten“ Elemente über den Defekt statt, wie es an anderen Objekten von anderen Beobachtern beschrieben worden ist. Auffallend ist an diesem Stück, dass von dem neuen Epithel ganz kurze drüsenartige Ausstülpungen in die Tunica propria ausgehen. Man kann

hier an die Möglichkeit denken, dass die neu hergestellte Epitheldecke schon in diesem Stadium nach dem Modus der ersten Entwicklung Drüsen herstellt (vgl. Strahl, 87, p. 516).

Im Stratum vasculare fallen an diesem Stück ganz besonders die sehr weiten, vielfach unregelmässig zusammengedrückten Bluträume (Venen) auf.

3. Präparat. Kleinenbergsche Mischung. Borax-Karmin.

In den Drüsen zeigt sich Detritus von abgefallenen und zerfallenden Epithelien. Die Kernreste färben sich intensiv rot. Um dieselben liegen mattglänzende, fast homogene Protoplasmaschollen.

4. Präparat. Wie oben.

Noch gut erhaltene Fetzen alter Schleimhaut sind abgehoben und darunter liegt eine Lage ganz platter Zellen, deren Herkunft hier nicht festzustellen ist.

5. Präparat. Wie oben.

Es ist eine fast kontinuierliche Schicht kubischer und platter Zellen vorhanden, die sich durch den Zusammenhang mit cylindrischen Epithelien als echte Epithelzellen erweisen; sie bilden ausserordentlich viele Ausstülpungen (Drüsen). An einzelnen Stellen sind Defekte im Epithelüberzug mit anstossenden platten Epithelien vorhanden.

In allen besprochenen Präparaten wurden Mitosen nicht gefunden; eine Neubildung von Zellen, also Regeneration im engeren Sinne, lag nicht vor.

b) Meerschweinchen X. 16 Stunden post partum.

1. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Hämatoxylin-Bismarckbraun.

Die Schleimhaut hatte an dieser Stelle eine tiefe Falte gebildet, die senkrecht zur Längsachse geschnitten wurde. Die Schnitte der Serie zeigen die Bucht der grossen Falte und dann sehr zahlreiche zottenartige Vorsprünge der Schleimhaut.

Dieselben sind mit hohen, zum Teil auffallend hohen Cylinderzellen bedeckt, die dicht geschlossen stehen und mit normal aussehenden Kernen versehen sind. An den Seiten und in der Tiefe ist das Epithel dieser Zotten meist etwas niedriger, aber immer einschichtig. Die Flimmer sind an einigen Stellen gut zu sehen, an anderen, den platteren Zellen gehörenden wenig oder gar nicht. Das ganze Epithel ist altes, normal erhaltenes Uterinepithel, an dem Zeichen von Degeneration oder Abstossung in toto nicht nachzuweisen sind.

2. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Orange.

Die Schnitte sind von altem normalem Uterinepithel überzogen, bis auf eine Stelle, wo es in ganz plattes (vorgeschobenes) Epithel übergeht. — Mitosen wurden in beiden Präparaten nicht gefunden.

c) Meerschweinchen VI. 18 Stunden post partum.

1. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Borax-Karmin.

Man sieht deutlich altes degenerierendes Epithel und darunter eine Lage platter Zellen.

2. Präparat. Wie oben.

Das alte Epithel ist auf grössere Strecken hin erhalten, aber eigentümlich verändert. Die Zellen sind vergrössert, sehr breit, statt der Kerne sieht man grosse Vakuolen, in denen unregelmässig geformte Chromatinmassen hervortreten. Die Flimmer sind auf vielen Zellen gut erhalten. Zwischen diesen der Degeneration verfallenen Zellen liegen andere, deren Kerne durchaus normal erscheinen. Von den Drüsen sind einige mit gut erhaltenem Cylinderepithel ausgekleidet; andere beherbergen abgefallene degenerierende Epithelzellen in ihrem Lumen und wieder andere sind mit ganz plattem einschichtigem Epithel ausgekleidet.

3. Präparat. Chromessigsäure. Borax-Karmin.

Das ganze Präparat ist mit normalem altem Epithel be-

kleidet. Es wurden mit starker Vergrösserung sämtliche Epithelzellen dreier Schnitte auf Mitosen untersucht. Im 3. Schnitt fand sich eine Mitose.

4. Präparat. Sublimat. Borax-Karmin.

Dasselbe zeigt merkwürdige Veränderungen im normal erhaltenen Epithel. Die Zellen sind gross, hoch und breit und durch Spalten voneinander getrennt. Prof. Barfurth machte mich darauf aufmerksam, dass diese Spalten ihrerseits mit deutlichen Zellbrücken versehen sind; näheres darüber wird an anderer Stelle von Prof. Barfurth mitgeteilt werden.

d) Meerschweinchen VII. 28 Stunden post partum.

1. Präparat. Chromessigsäure-Sublimat. Borax-Karmin.

Die Epitheldecke ist vollständig, aber die Zellen sind mehr breit als hoch, die Kerne meist oval, ihre Längsachse liegt parallel der Epithelschicht, sie sind arm an Chromatin. In den Zellen liegen sehr oft kugelige oder ovale Körperchen von mattem Glanze und ähnlicher Färbung, wie das Protoplasma. Vielkernige Zellen sind vorhanden, Flimmer nicht. Die Zellen sitzen einer feinen Basalmembran [1]) auf, die als glänzende Linie hervortritt. Auf dem Epithel liegt ein ungefärbtes Koagulum. Unter der Basalmembran sieht man viele Kapillaren und kleine Gefässe. Die Kerne ihrer Endothelien sind, wie die des umliegenden Bindegewebes und der Drüsenepithelien, lebhaft rot gefärbt. Im Epithel der Drüsen und den Bindegewebszellen der Tunica propria sieht man einzelne Mitosen, im jungen Uterinepithel nicht. Zwischen den jungen Epithelien findet man zerfallende Leukocyten, deren Kernreste sich stärker färben, als die Kerne der Epithelzellen.

e) Meerschweinchen VIII, 53 Stunden post partum.

1. Präparat. Chromessigsäure-Sublimat. Borax-Karmin.

[1]) Sie ist strukturlos, gleicht im ersten Auftreten durchaus dem glänzenden Cutisstreifen, den man bei einer jungen Epidermis über der Cutis sieht und ist späterhin nicht mehr zu sehen.

Ganz platte Epithelien, von anliegenden langen (platten?) Zellen, die wie glatte Muskelzellen aussehen, schwer zu unterscheiden. Es wurden deshalb von demselben Block Schnitte angefertigt, die senkrecht zu der bisherigen Schnittrichtung lagen. Auch an diesen Schnitten und an derselben Stelle fanden sich lange Zellen mit spindelförmigen oder elliptischen Kernen! Demnach handelt es sich nicht um glatte Muskelfasern, sondern um breite, platte Zellen, die als abgeplattete Epithelien aufzufassen sind.

2. Präparat. Wie oben.

Das Epithel ist höher, geht an einer Stelle in platte Zellen über. Defekte sind nicht vorhanden.

f) Meerschweinchen I. 78 Stunden post partum.

Im Epithel sieht man zahlreiche Mitosen!

g) Meerschweinchen IV. 79 Stunden post partum.

Zwischen den Epithelien eigentümliche stiftchenartige Elemente, die weiter unten genauer besprochen werden. Die Epithelregeneration ist vollendet, die Zellen sind meist cylindrisch, oft zottenartig erhoben.

h) Meerschweinchen III. 103 Stunden post partum. (5. Tag.)

1. Präparat. Folsche Mischung. Eosin-Hämatoxylin.

Das Epithel bedeckt in kontinuierlicher Schicht die Schleimhaut. Flimmer sind an den meisten Stellen deutlich, aber nicht überall vorhanden. Zwischen den Zellen stiftchenförmige, dunkel tingierte Elemente. Mitosen wurden nicht beobachtet. Die Epithelzellen sind alle cylindrisch, aber noch nicht so schmal, wie im normalen Uterus. Das Epithel der Drüsen ist grösser als das freie Uterusepithel und zeigt viele mitotische Teilungen; auch das Bindegewebe hat viele Mitosen.

2. Präparat. Folsche Mischung. Borax-Karmin.

Mitosen im Epithel nicht, in den Drüsen und im Bindegewebe häufig.

3. Präparat. Kleinenbergsche Mischung. Borax-Karmin.

Die Mitosen in den Drüsen und im Bindegewebe treten deutlich hervor, im Epithel auch hier keine.

i) Meerschweinchen IV. 136 Stunden post partum. (6. Tag.)

1. Präparat. Hermannsche Mischung. Eosin-Hämatoxylin.

Die Epitheldecke ist vollständig. Die Zellen sind breiter als normal, zwischen denselben Stiftchen, die oft nicht ganz bis oben reichen. Mitosen im Epithel nicht, in den Drüsen und im Bindegewebe zahlreich. Flimmer sind nicht vorhanden. In der Tunica propria verlaufen oft mehrere Lymphkapillaren ganz parallel.

2. Präparat. Sublimat. Borax-Karmin.

In zwei Einsenkungen des Epithels findet sich je eine Mitose. An einigen Stellen sind die Epithelien noch sehr breit, so dass der grössere Durchmesser der elliptischen Kerne der Oberfläche parallel liegt.

3. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure.

Auch hier kommen noch viele niedrige Zellen im Epithelübergang vor. In den Drüsen viele Mitosen.

## B. Lepus cuniculus.

a) Kaninchen VII 3. 8 Stunden post partum. Chromessigsäure-Sublimat.

1. Präparat. Eosin-Hämatoxylin.

Die Schleimhaut ist mit degenerierenden Epithelzellen bedeckt, die an vielen Stellen nur vereinzelt stehen, so dass Lücken zwischen ihnen bleiben. Die Flimmer sind verschwunden, das Protoplasma zerfällt, Zellgrenzen sind da, wo noch mehrere Zellen nebeneinander stehen, nicht mehr nachzuweisen. Die Kerne sind unregelmässig gestaltet, oft in mehrere Teile zerfallen und von hellen Stellen (Vakuolen) umgeben. Auf der dem Lumen zugewandten Seite des defekten Epithelbelags sieht man Detritus von Blutkörperchen und Epithelien. An einigen

wenigen Stellen sind zwar die Epithelzellen abgefallen, aber es ist hier die Uteruswand (Tunica propria) von einer scharfen Linie begrenzt, die als eine Basalmembran aufzufassen ist; diese Linie ist mit wenigen platten Zellen belegt, deren Kerne plattgedrückt sind. Das Protoplasma dieser Zellen ist durch Hämatoxylin, welches bei diesem Präparat sehr intensiv gewirkt hat, bläulich gefärbt, und diese Färbung entspricht der der Epithelzellen, nur ist sie matter. Aus diesem Umstande, sowie aus Form und Lage der Kerne schliesse ich, dass es abgeplattete „verjüngte" Epithelzellen sind, die die ersten Vorboten der Regeneration darstellen. Über ihre Herkunft lässt sich an diesem Präparat direkt nichts beobachten. Da sie aber der Basalmembran aufliegen, muss man schliessen, dass es zurückgebliebene Epithelzellen sind, die dem allgemeinen Verderben durch irgend einen Umstand entrinnen.

2. Präparat. Eosin-Hämatoxylin.

Nur die linke Ecke der Schnitte zeigt Epithelreste in fast kontinuierlicher Schicht; an den Zellen bemerkt man die früher beschriebenen Zeichen des Zerfalls. Der grösste Teil der Schnittoberfläche ist ganz epithelfrei und nach der Mitte zu eingesunken; auch von einer Basalmembran ist nichts zu sehen. Es liegen hier Bindegewebszellen und -fasern mit zahlreichen eingestreuten Leukocyten frei zu Tage. Das ganze Gewebe ist mit kleineren Gefässen und Kapillaren reich versehen, auch liegen grosse Mengen von roten Blutkörperchen als Extravasate zwischen den Zellen. Hier ist ohne Zweifel die Placentarstelle getroffen, die makroskopisch nicht zu unterscheiden war (vgl. Duval).

3. Präparat. Eosin-Hämatoxylin.

Die ganze Oberfläche ist mit Epithel bedeckt. Auf grosse Strecken zeigt dasselbe die Merkmale des alten normalen Uterusepithels: Geschlossener Verband der schmalen cylindrischen Zellen mit stark tingierten, schmalen Kernen; die Flimmer sind vorhanden, wenn auch nicht überall sehr deutlich zu sehen.

Andere Zellen sind kubisch mit kugeligen Kernen, niedriger als normale Elemente, gehen aber direkt in die cylindrischen über. Es ist hier also die Zellverschiebung im Gange, die zur provisorischen Bedeckung der Defekte im Epithel führt.

4. Präparat. Hämatoxylin.

Die Oberfläche des (schmalen) Schnittes ist ganz mit Epithelzellen bedeckt, die nur ganz am linken Rande noch die Merkmale normaler Elemente aufweisen. Weiter nach rechts hin werden die Zellen und Kerne platt, die Flimmer fehlen, die Zellgrenzen sind meist schwer nachzuweisen. Unter den Zellen fallen viele mit zahlreichen Kernen (Riesenzellen!) auf. Das Epithel ist mit einem Coagulum von Blut bedeckt.

5. Präparat. Osmium-Chromessigsäure. Hämatoxylin.

Die Schleimhaut bildet zahlreiche Buchten, in deren Tiefen gut erhaltenes normales Epithel vorhanden ist. Weiter nach der freien Oberfläche zu fehlt das Epithel vielfach, während andere Stellen mit platten Epithelzellen, die direkt an das normale Epithel anschliessen, bedeckt sind.

6. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Hämatoxylin.

Auch hier ist die Schleimhaut in grössere Falten gelegt. Die Reste gut erhaltenen Epithels liegen hier oft auf der Kuppe der Falten. Weiterhin erscheinen wieder Lagen platter Zellen und epithelfreie Strecken.

b) Kaninchen V. 12—16 Stunden post partum (genauer liess sich die nach der Geburt abgelaufene Zeit nicht bestimmen).

1. Präparat. Chromessigsäure-Sublimat. Hämatoxylin.

Ein ziemlich gut erhaltener Belag von altem Epithel überzieht die Schnitte. Einzelne Zellen sind vielkernig. Oft sieht man Spalten zwischen den Zellen. Nach dem Lumen zu liegt Detritus. In der Muscularis fallen Zellbrücken und -lücken, die hier ohne Zweifel der Resorption dienen, in die Augen. Sie sind am deutlichsten in den obersten Lagen, wo die Fixierungsflüssigkeit am besten einwirken konnte. An einzelnen tiefer

liegenden, stark kontrahierten Muskelfasern erreichen die Zellbrücken eine exzessive Länge, die wohl zum Teil artifiziell ist. In der äussersten Muskelschicht findet man hyperplastische Muskelfasern von riesenhafter Grösse. Das ganze Gewebe der Uteruswand erscheint gelockert, von Lymphspalten durchsetzt.

2. Präparat. Chromessigsäure. Orange-Hämatoxylin.

Das Präparat (Taf. XXXVIII, Fig. 8) stellt einen Querschnitt durch ein ganzes Uterushorn dar. Das Horn wurde unter schwachem Druck mit Chromessigsäure injiziert und in derselben Flüssigkeit fixiert. Nach der Härtung wurden Querscheiben desselben von geringer Dicke in Celloidin eingebettet und davon Total-Querschnitte angefertigt, deren Dicke 10—15 $\mu$ betrug. Das vorliegende Präparat zeigt, dass der Druck von innen an dieser Stelle sehr gering war, so dass die beim Einlegen in die Fixierungsflüssigkeit erfolgende Kontraktion der Muskelfasern die ganze Uteruswand zusammenzog, bis nur ein geringes Lumen blieb. Dieses Lumen zeigt eine ausserordentlich grosse Zahl von primären und sekundären Einbuchtungen (s. Fig. 8), die noch auf die ursprünglich post partum vorhandene sehr weite Lichtung hinweisen. An einer Stelle tritt das Lumen frei zu Tage, weil hier (etwas zu tief) mit dem Rasiermesser das Mesometrium weggeschnitten und damit das Lumen angeschnitten wurde. Das Lumen enthält ein diskontinuierliches Coagulum von Blut, Detritus und Schleim. In der Muscularis des Uterus fällt peripher eine dunkler gefärbte Zone grosser Muskelfasern auf; die weiteren Eigentümlichkeiten der Muscularis mögen hier unberücksichtigt bleiben. Die Schleimhaut enthält eine ausserordentlich grosse Zahl kleinerer Gefässe und viele Drüsen. In manchen Drüsen sieht man einen Detritus von abgefallenen alten Epithelien, fast alle aber haben einen vollständigen Epithelüberzug. Derselbe besteht bei den meisten aus altem, cylindrischem oder kubischem Epithel, auf welchem Flimmer nicht immer nachweisbar sind. Sehr eigentümlich sind die Kerne

vieler Zellen dieser Art: sie erscheinen sehr dunkel, geschrumpft, gelappt oder zerstückt, so dass man bei schwächerer Vergrösserung Mitosen zu sehen glaubt. Mit stärkeren Systemen sieht man, dass diese Kerne in einem Hohlraum der Zelle liegen, und ausserdem treten dann neben diesen ohne Zweifel degenerierenden Kernen andere auf, die mit Kernnetz und Kernkörperchen versehen sind und den Eindruck junger lebenskräftiger Kerne machen. Mitosen liesen sich in einer grossen Zahl darauf geprüfter Kerne dieser Art nicht nachweisen. Zwischen den gewöhnlichen cylindrischen oder kubischen Zellen sieht man öfter schmale, dunkle, oft stiftchenartig geformte Elemente, die wohl als Reste untergegangener Zellen oder auch nur Kerne aufzufassen sind. Sie treten nach Behandlung mit Chromessigsäure und Osmium-Chromessigsäure deutlicher hervor als nach Einwirkung anderer Reagentien (vgl. Beltzow, 15, Bonnet, 10).

Die Drüsen erscheinen nun auf dem Schnitt vielfach in deutlicher Verbindung mit dem Uterusepithel und gehen entweder ohne weiteres in dasselbe über, so dass Unterschiede zwischen den Zellen überhaupt nicht vorhanden sind, oder aber es geht das cylindrische Drüsenepithel in allmählich niedriger werdendes, zuletzt ganz plattes Epithel über; auch kann eine epithelfreie Strecke sich anschliessen. Während in diesen Fällen ohne Zweifel die Bedeckung der epithelfreien Partien von der Tiefe der Drüse aus durch Verschiebung und Abplattung von Zellen vor sich ging, sieht man an anderen Stellen, dass auch das umgekehrte vorkommen kann: auf der freien, nach dem Lumen zu liegenden Uterusfläche haben sich grössere oder kleinere Partien normalen hohen Epithels erhalten und diese gehen nach einer ihres Epithels beraubten Drüsenbucht zu in niedriges, zuletzt plattes Epithel über. Die Verschiebung und Ausbreitung der restierenden Epithelzellen hat hier schon einen solchen Umfang angenommen, dass ganz epithelfreie Strecken nur noch selten und in kleinerem Umfange vorhanden sind.

c) Kaninchen VIII. 28—40 Stunden post partum. (Am Abend um 9 Uhr war die Geburt noch nicht erfolgt, am nächsten Morgen um 9 Uhr aber waren die Jungen da. Von einer genaueren Untersuchung der Mutter wurde Abstand genommen, um den Uterus nicht zu beschädigen, und deshalb kann die nach der Geburt verflossene Zeit nicht genauer angegeben werden.)

1. Präparat. Chromessigsäure-Sublimat. Orange-Hämatoxylin.

Das Epithel der Uterusschleimhaut und der Drüsen ist kubisch, dicht geschlossen und zeigt keine Lücken mehr; nur an wenigen Stellen ist es noch niedrig, so dass die Breite die Höhe übertrifft. In jedem Schnitt der Serie finden sich Mitosen in allen Stadien, sowohl im Uterusepithel als in den Drüsen. Bemerkenswert ist noch, dass der Flimmerbesatz an vielen Stellen deutlich, an anderen sicher nicht vorhanden ist. Im letzteren Falle ist das Epithel immer niedriger als gewöhnlich.

2. Präparat. Sublimat. Hämatoxylin.

Das Uterusepithel ist noch auf grössere Strecken ganz platt; in denjenigen Partien, die aus normalem, hohem Epithel bestehen, sind auch hier zahlreiche Mitosen vorhanden; jedoch kommen unter den hohen Epithelien auch vielkernige Zellen vor.

3. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Eosin-Hämatoxylin.

Unter den normalen hohen Zellen treten hier ähnliche stiftchenförmige, stark tingierte Elemente hervor, wie sie oben beschrieben wurden. Sie gleichen hier den Schleimpröpfen, wie man sie in der Darmwand öfter sieht.

d) Kaninchen VI. 53 Stunden post partum.

1. Präparat. Chromessigsäure. Borax-Karmin.

Total-Querschnitt eines injizierten Uterushornes von derselben Herstellung, wie sie oben beschrieben wurde. Der Schnitt ist fast kreisrund, das Lumen verhältnismässig gross, nicht

komprimiert. Die Innenfläche ist in ganzer Ausdehnung mit cylindrischem Epithel bedeckt, dessen Zellen nur noch etwas breiter sind als die normalen. Es fallen auch hier die stark tingierten Stiftchen zwischen den Zellen auf, die wir oben als der Ausstossung verfallene Zell-, resp. Kernreste darstellten. Diese Ausstossung ist wohl als letzter Akt der Reinigung des Epithels aufzufassen. Die starke Färbung — besonders die Blaufärbung mit Hämatoxylin — weist wohl auf schleimige Degeneration hin. Ausserdem fallen in diesem Epithelbelag die sehr zahlreichen Mitosen auf.

2. Präparat. Sublimat. Borax-Karmin.

An einer Stelle geht das cylindrische Epithel in niedrigere Zellen über, bis zuletzt eine kleine noch unbedeckte Strecke folgt.

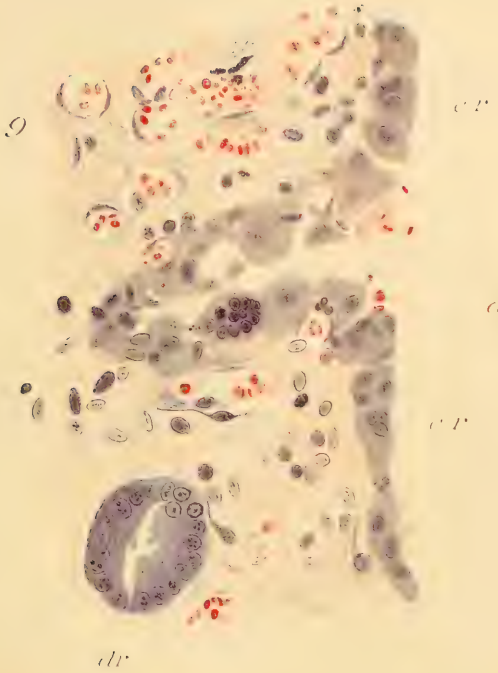
e) Kaninchen II. 80 Stunden post partum. (4. Tag.)

1. Präparat. Chromessigsäure. Biondi.

Dasselbe ist ein Totalquerschnitt, durchweg im Innern mit einem einschichtigen Cylinderepithel überzogen. Die Zellen sind noch nicht so schmal, wie bei einem normalen Epithel; Flimmer sind hier schwer zu erkennen, weil der Schnitt des grossen Umfanges wegen etwas dick ausfallen musste (12—15 $\mu$.). Zwischen den Epithelzellen zahlreiche stiftchenförmige Gebilde, dunkler tingiert als die Zellen; sie machen hier den Eindruck sehr schmaler Kerne. Drüsen sind im ganzen Umkreise der Lichtung vorhanden; ihr Epithel ist nicht wesentlich verschieden vom Uterinepithel, jedoch kommen in den Zellen mehr ovale Kerne vor, Mitosen im Epithel und den Drüsen häufig.

2. Präparat. Folsche Mischung, Eosin-Hämatoxylin.

Das Stück stammt von der Placentarstelle. Das Epithel ist in grosser Ausdehnung noch platt, ebenso das der tiefer liegenden Drüsen. Unter dem Uterinepithel liegen kleinere und grössere Räume (Lymphräume?), die mit grossen körnigen, mannigfach gefärbten Ballen erfüllt sind. Sie stammen vielleicht


G
dr
dr

10
dr

11
m
dr

12
l
fl

vom Blutkoagulum her und gleichen den Phagocytenballen, wie man sie nach Operationen in den Sinus der Lymphknoten findet.

f) Kaninchen I. 93 Stunden post partum. (4. Tag.)

1. Präparat. Sublimat. Eosin-Hämatoxylin.

Epitheldecke vollständig. Zellen cylindrisch mit Flimmern, Mitosen häufig. Die Kerne der Drüsenzellen sind dunkler gefärbt, was wohl nur daran liegt, dass das Reagenz hier nicht so schnell und intensiv wirken kann.

g) Kaninchen IV. 103 Stunden post partum. (5. Tag.)

1. Präparat. Sublimat. Eorin-Hämatoxylin.

Die Epitheldecke ist vollständig, es kommen aber zwischen den schmalen Cylinderzellen auch breitere Elemente mit ovalen Kernen vor, dazwischen Stiftchen. Mitosen häufig.

2. Präparat. Chromessigsäure-Sublimat. Orange-Häma-toxylin.

Befund wie beim 1. Präparat.

3. Präparat. Folsche Mischung. Borax-Karmin.

Derselbe Befund.

## C. Felis domestica.

a) Felis domestica III. (2. Tag,) 32 Stunden post partum.

1. Präparat. Chromessigsäure-Sublimat. Borax-Karmin.

Bis auf einige von Blutgerinnsel bedeckte Stellen ist das ganze Lumen des Schnittes mit altem Epithel bedeckt. Die Zellen desselben zeigen hier wie auch beim Hunde in den ersten Tagen der Geburt fast durchweg eine sehr merkwürdige Eigentümlichkeit: ihre Kerne liegen nicht an der Basis der Zellen, sondern im peripheren Teil. Die Zellen sind fast alle ausserordentlich schmal und hoch, Flimmer trotzdem nicht zu sehen. Nach der Basis zu findet man zwischen den Zellen sehr viele helle bläschenartige Gebilde mit mehreren lebhaft gefärbten Körperchen (Kernstücke), die wohl als Leukocyten anzusprechen sind. Andere, kleinere Gebilde dieser Art liegen aber auch im Protoplasma der Epithelzellen; da ausser

denselben nach oben zu unzweifelhaft ein Kern vorhanden ist, so sind dieselben vielleicht als Centralkörper aufzufassen, in ähnlicher Verfassung, wie sie M. Heidenhain (38) in den Riesenzellen des Knochenmarks auffand. Die Epithelzellen dieses Präparats zeigen nämlich Degenerationserscheinungen, wenn auch anderer Art, als die Riesenzellen. Sie enthalten vielfach Vacuolen und an den mit Osmium-Chromessigsäure behandelten Schnitten schwarze Kügelchen (Fett); auch ist die oben erwähnte abnorme Lagerung der Kerne nach dem Gipfel der Zelle zu eine auf Degeneration hindeutende Erscheinung, wie sie H. Virchow (92) bei der Rückbildung des Dottersackepithels gefunden hat.

2. Präparat. Chromessigsäure. Borax-Karmin.

Die Epitheldecke ist an dieser Stelle vollständig. Auch hier liegen die Kerne vieler Zellen oben (peripher), aber es finden sich auch solche in der Mitte und an der Basis der Zellen. Zwischen den Epithelien zeigen sich hier viele Stiftchen und durchwandernde Leukocyten. Die periphere Grenze des Protoplasmas nach dem Lumen zu ist oft unregelmässig, so dass statt der normalen Flimmer manchmal lange Protoplasmaspitzen hervorstehen. Die Ursache dieser Erscheinung ist ohne Zweifel in dem ursprünglich dicht aufliegenden, nachher an einzelnen Stellen retrahierten Blutgerinnsel zu suchen. Im übrigen sehen die Kerne der Epithelien ganz normal aus und es liegt kein Grund zu der Annahme vor, dass dieselben degenerieren und abfallen würden. Das betreffende Stück stammt also aus einem Uterusbezirk, der durch die Placentarbildung wenig oder gar nicht alteriert wurde.

3. Präparat. Sublimat. Hämatoxylin.

Die Placentarstelle war hier ziemlich gut wahrzunehmen an der grösseren Zerklüftung im Bereich einzelner Schleimhautfalten. Einer solchen Stelle wurde das Präparat entnommen. Unter dem Mikroskop zeigt sich eine ausgedehnte Partie im Schnitt, die gar kein Epithel besitzt, sondern an welcher ein grosses

Gerinnsel direkt den unregelmässig zerrissenen Bindegewebsfasern aufliegt. Daneben liegt eine tiefe Bucht, die an einigen Stellen mit leidlich gut erhaltenem Epithel bekleidet, an anderen aber ganz epithelfrei ist. Die Übergänge werden durch allmählich niedriger werdendes Epithel hergestellt. Fast alle diese Zellen zeigen nun die merkwürdige Erscheinung, dass sie vielkernig sind und dass diese Kerne wieder nicht an der Basis, sondern im peripheren Teil des Protoplasmas liegen; das gilt sogar von den platteren (kubischen) Zellen.

4. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Borax-Karmin.

Die sehr dünnen (4—6 $\mu$) Schnitte dieser Serie zeigen ebenfalls, dass die Kerne der Epithelien fast überall ganz im peripheren Teil des Protoplasmas liegen. Neben ungewöhnlich hohen Zellen (auf den Kuppen!) kommen niedrigere, fast platte (meist in den Buchten der Falten!) vor. Ausser durchwandernden Leukocyten findet man Leukocyten oft in grosser Zahl unter der Basalmembran des Epithels, entweder in geschlossenen Lymphkapillaren oder auch frei; im letzteren Falle können sie in geordneten Lagen auftreten und junges Epithel vortäuschen.

b) Felis domestica I. (3. Tag.) 57 Stunden post partum.

1. Präparat. Chromessigsäure. Borax-Karmin.

Auf dem Totalquerschnitt, der fast ganz durch den Bereich der Placentarstelle fiel, sieht man noch viele Lücken im Epithel. Das Epithel ist hier fast durchweg niedrig und unterscheidet sich dadurch sehr von dem der Präparate, die vorher beschrieben wurden. Indessen kommen auch hier gut erhaltene präexistierende Epithelien in den Drüsen und den tieferen Buchten vor. Die Epitheldecke ist an den neu gedeckten Stellen oft so niedrig, dass sie wie ein schmaler Saum erscheint, hebt sich aber durch kräftigere Färbung des Protoplasmas und durch die ganz platten, deutlich sichtbaren Kerne sehr augenscheinlich von dem Bindegewebe ab. Die Kontinuität des platten Belags mit den höheren Cylinderzellen ist fast überall leicht festzustellen und fehlt nur

da, wo der Schnitt sie aufhob. Mitosen sind im Epithel und in den Drüsen vorhanden.

2. Präparat. Hermanns Mischung. Borax-Karmin.

Hier fällt über einer Lage junger platter Epithelzellen eine Schicht von Leukocyten auf, die in engem Verbande stehen und auf den ersten Blick eine zweite Epithelschicht vortäuschen. Sie repräsentieren hier das Blutgerinnsel. Im Epithel sieht man auch hier Mitosen in grosser Zahl, selbst an Stellen, wo es niedrig (kubisch) ist.

3. Präparat. Folsche Mischung. Hämatoxylin.

Die Epithelzellen enthalten feine Kügelchen (Granula?), die an der Oberfläche durch die Osmiumwirkung gebräunt sind. Um Fettröpfchen handelt es sich hier also nicht, vielleicht aber um eine Vorstufe der fettigen Degeneration („trübe Schwellung", „fettig-parenchymatöse Degeneration"). Dass an dieser Stelle noch Degeneration der Epithelien vorliegt, darf man aus grösseren und kleineren Vacuolen im Epithel und wieder aus der Thatsache schliessen, dass auch hier die Kerne vielfach oben in den Zellen liegen.

c) Felis domestica II. (5. Tag.) 97 Stunden post partum.

Die Präparate zeigen alle eine kontinuierliche Epitheldecke, in welcher noch Strecken niedrigen Epithels, Riesenzellen und auch Mitosen vorkommen.

## D. Canis familiaris.

a) Canis familiaris VI. (1. Tag.) 13—23 Stunden post partum.

1. Präparat. Kleinenbergsche Mischung. Hämatoxylin.

Dasselbe wurde der Placentarstelle entnommen und zeigt an der Oberfläche zuerst das mächtige Gerinnsel, welches ca. $^1/_4$ der ganzen Wanddicke einnimmt; ausser den gewöhnlichen Bestandteilen derselben sieht man darin auch losgerissene Epithelfetzen. Unter dem Gerinnsel liegen die unregelmässig durcheinander gezerrten Reste der Epitheldecke. Da zwischen

den Epithelfetzen auch Bindegewebe, Gefässe, Drüsen und Gerinnsel eingestreut sind, so liefert das Ganze ein schwer zu beschreibendes Bild. Das Aussehen der Epithelzellen selber ist eigentümlich. Das Protoplasma ist hell, ganz erfüllt von blassen Granula. Die Kerne sind unregelmässig, gelappt, dunkel tingiert, in der Regel im oberen Teil der Zellen gelagert. Flimmer sind nicht mehr vorhanden, weil die Oberfläche der Zellen durch Einwirkung des Gerinnsel ganz unregelmässig geworden ist. In den Buchten des Epithels liegen oftmals abgefallene und degenerierende Epithelzellen. An zottenartigen Vorwölbungen des Epithels sind die Zellen oft so kolossal lang ausgezogen, dass sie wie lange Spindelzellen (glatte Muskelfasern) aussehen. Eigenthümlich sind auch hier die Vacuolen im Epithel, die manchmal ganz Querschnitten von kleinen Gefässen gleichen. Vielfach sind die Epithelzellen im Verbande gelockert, so dass deutliche Spalten zwischen ihren oberen Partien entstehen. Die tiefer liegenden Drüsen („ampulläre Schicht") sind weit ausgedehnt und mit niedrigem Epithel besetzt; im Innern liegen zerfallende Epithelzellen in grosser Menge und zwischen den Alveolen zahlreiche Leukocyten.

2. Präparat. Kleinenbergsche Mischung. Eosin-Hämatoxylin.

Dasselbe wurde teilweise in Fig. 3 dargestellt. Es ist ebenfalls der Placentarstelle entnommen, zeigt nach oben das starke Gerinnsel (*gr*), zum Teil darin eingebacken eine Epithelschicht (*ep*), die nach der in der Zeichnung wiedergegebenen Bucht zu in plattes Epithel übergeht. Diese tiefe Einsenkung ist nach Abstossung der Placenta bei der Geburt durch die Kontraktion der Uteruswand entstanden und wird von obenher allmählich mit Epithel überzogen. Als vorgeschobenes Epithel dieser Art erscheinen die platten Zellen, die in die hohen Cylinderzellen übergehen.

3. Präparat (Placentarstelle). Kleinenbergsche Mischung. Hämatoxylin.

Von dieser Serie mag erwähnt werden, dass man an einer Stelle — wie überhaupt an Präparaten des ersten Tages bei Hunden nach Fleischmanns Angaben öfter — in einer weiten Drüse den abgerissenen Rest einer Chorionzotte findet, die sich durch ihr hier bräunlicher gefärbtes Epithel deutlich abhebt. Das Epithel der Drüse ist an einer Seite sehr hoch, an der anderen niedriger, ist aber im Zerfall begriffen.

4. Präparat, wie oben. Dasselbe zeigt an der Drüsenschicht eine auffallende Erscheinung. Zwischen den langgezogenen, mit hellen hohen zerfallenden Cylinderzellen bekleideten Drüsenschläuchen liegt ein grossmaschiges Netz von intensiv rot gefärbten Strängen, in welchen Fasern, Kerne und sehr viele Blutgefässe zu erkennen sind. Das Ganze sieht aus, als ob zwischen die Lücken der Drüsenschicht eine rote flüssige, später erstarrende Masse ausgegossen wäre. Wir haben hier ohne Zweifel einen Rest der Ektoplacenta (Duval) vor uns, der hier in ursprünglicher Lage erhalten blieb, als die Abstossung der Placenta erfolgte. Unter dieser Partie liegt die ampulläre Drüsenschicht.

5. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Orange-Hämatoxylin.

Dieses Präparat wurde der Uteruswand dicht neben der Placentarstelle (grüner Saum, Lieberkühn, bordure verte, Duval) entnommen. Der Epithelbelag ist vollständig, aber sehr unregelmässig gestaltet, weil die Drüsen vielfach die Wand vorwölben oder einsenken. Man sieht hohes Cylinderepithel in niedriges übergehen, dann wieder höher werden. Die Oberfläche des Epithels ist oft unregelmässig zerrissen, mit Schleimresten bedeckt. Die Kerne liegen in verschiedener Höhe der Zellen, einzelne sind geschrumpft und gezackt, dabei dunkel tingiert, sodass man manchmal Mitosen zu sehen glaubt; Anwendung der Immersionslinse zerstört die Täuschung.

6. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Hämatoxylin.

Es entstammt ebenfalls der Nähe der Placentarstelle, aber

in etwas weiterer Entfernung, wie das vorige Präparat. Der Epithelübergang ist vollständig; er bildet an einer Stelle eine tiefe Bucht, die mit zerfallendem Blut angefüllt ist.

7. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Orange-Hämatoxylin.

Es wurde aus der Mitte zwischen zwei Placenten, also möglichst weit von der Placentarstelle, herausgeschnitten. Die Epitheldecke überzieht die Innenfläche kontinuierlich; die Zellen sind meist cylindrisch, nur an wenigen Stellen kubisch; sie gleichen durchaus normalen alten Zellen mit geringer Änderung der Form. Da die Aussenfläche des Epithels mit Blut bedeckt ist, lässt sich schwer entscheiden, ob Flimmer vorhanden sind.

b) Canis familaris V. (2. Tag.) 35 Stunden post partum.

Die Gerinnsel waren fast ganz verschwunden, so dass sich die Placentarstelle mit Sicherheit nicht mehr feststellen liess.

1. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Borax-Karmin.

Die innere Hälfte der ganzen Uteruswand wird durch Drüsen oder drüsenartige unregelmässige, vielfach gebuchtete mit Epithel bekleidete Räume eingenommen. Diese Räume, deren Zusammenhang mit der Oberfläche an den vorliegenden Schnitten nicht ersichtlich ist, können trotzdem tiefe Einsenkungen der Schleimhaut darstellen, deren Mündungen vom Schnitt nicht getroffen wurde. Die Epitheldecke ist hier vollständig, die Zellen fast alle cylindrisch, zum Teil sehr hoch. Die Kerne liegen nahe der Mitte oder in der äusseren Hälfte, sind fast stets gelappt, chromatinarm. Im Epithel Vacuolen, die selten im Protoplasma, meist intercellulär liegen. Der ganze Zelleib ist in der Regel mit feinen blassen Granulis erfüllt. Mitosen wurden nicht beobachtet, mehrkernige Zellen sind dagegen häufig.

2. Präparat. Chromessigsäure. Borax-Karmin.

Der Befund entspricht dem der vorigen Präparate, nur sind hier die Drüsen vielfach mit plattem Epithel bekleidet.

c) Canis fam. I. (3. Tag.) 60 Stunden p. p.

1. Präparat. Hermannsche Mischung. Borax-Karmin.

2. Präparat. Folsche Mischung. Eosin-Hämatoxylin.

Epithel mit Cuticula, Granula, Mitosen, vielkernige durchwandernde Leukocyten. Zwischen den Epithelzellen grosse kugelige oder ovale Zellen mit bläschenförmigem Kern, in dem Kern viele Chromatinkörnchen. Zuweilen sind die Kerne vom grobgranulierten Protoplasma umgeben. Unregelmässig geformte Bläschen mit bläulichem Inhalt — sind vielleicht die Endstadien des hier verlaufenden degenerativen Prozesses

Auch hier liegen die Kerne der hohen Cylinderzellen auf langen Strecken nicht an der Basis der Zelle, sondern oben in der Kuppe. Auch sieht man hier zahlreiche atypische Mitosen und mehrkernige Zellen. In dem Bindegewebe der Tunica propria findet man grosse Zellen mit grossen kugeligen oder ovalen Kernen, daneben auch kleinere bindegewebige Zellen. An manchen Stellen sieht man dicht unter dem Epithel kleinere und grössere Räume, die von rundlichen oder langgestreckten Zellen eingefasst sind. In diesen Räumen befinden sich ausser gewöhnlichen Leukocyten verschiedener Grösse und verschiedener Struktur grosse kugelige, ovale oder an zwei Enden zugespitzte Zellen mit grossen Kernen. Diese Kerne zeigen einen eigentümlichen Bau. Bei einigen ist die Hauptmasse des Kerns ein helles, kugelförmiges, fein granuliertes Gebilde, an dessen Polen Fadenknäuel mit etwas tieferer Färbung angehäuft liegen, in anderen Fällen liegen neben dem grossen eliptischen Hauptkern noch kleinere Kerne. Die Zellen gleichen auffallend den bekannten Deciduazellen. Die erwähnten Räume sind vielleicht erweiterte Lymphräume, deren Vorkommen und Vergrösserung physiologisch wohl zu erklären ist.

3. Präparat. Folsche Mischung. Eosin-Hämatoxylin.

Beachtenswert ist hier wieder, dass das Epithel an der Oberfläche sehr unregelmässig gestaltet ist, Lücken, Vacuolen,

Granula und geschrumpfte Kerne besitzt, dass an der freien Innenfläche der Uteruswand ausser einem Gerinnsel abgefallene Epithelien sich finden und dass dieselbe Erscheinung auch in den Drüsen bemerkbar ist. Mitosen und andere Erscheinungen, die auf Regeneration hinweisen könnten, sind nicht zu beobachten.

d) Canis f. IV. 4. Tag, 73 Stunden post partum.

1. Präparat (Placentarstelle). Müllersche Flüssigkeit. Borax-Karmin.

Hier liegt eines der wenigen Präparate vor, die mit Müllerscher Flüssigkeit behandelt sind. Kann man auch infolge dessen etwa vorhanden gewesene Mitosen nicht wahrnehmen, so ist das topographische Bild um so besser. An der Oberfläche liegt der Rest des Gerinnsels, welcher direkt an Bindegewebe stösst und in Spalten desselben hineingreift. Nur links am Schnitt ist ein Epithelfetzen vorhanden, dessen Zellen nach dem freien Ende des Fetzens platter werden. Alle diese Epithelzellen enthalten in ihrem Protoplasma deutliche Granula, eine kutikuläre Rindenschicht, die nicht nur an der Oberfläche, sondern merkwürdigerweise auch nach unten zu — also zwischen den benachbarten Zellen — ausgebildet ist. Die Kerne sind alle gezackt, geschrumpft; zwei- und mehrkernige Zellen sind häufig. Weiter unten liegen im Bindegewebe massenhaft Gefässe mit rotem und braunem Inhalt. Zwischen den Gefässen und noch weiter in der Tiefe findet man sehr zahlreiche Drüsen jeden Kalibers und jeder Form, teils ohne jeglichen Inhalt, teils mit feinkörnigem, hellem Detritus, mit abgefallenen Epithelien, rot gefärbten Tropfen oder einem Gemisch aller dieser Gebilde. Die Drüsenepithelien sind ganz platt. Das kann hier, wie es normalerweise der Fall ist, eine Eigentümlichkeit der ampullären Drüsen sein; es können aber wohl auch zum Teil „verjüngte“ Epithelien vorliegen, weil man in so vielen Drüsen massenhaft alte abgestossene Epithelzellen vorfindet.

2. Präparat (Placentarstelle). Kleinenbergsche Flüssigkeit. Eosin-Hämatoxylin.

Hier fallen grössere und kleinere Vakuolen im Epithel auf und zwischen den oberen Drüsenschläuchen ähnliche rotgefärbte Stränge (Placentareste), wie sie früher beschrieben wurden. Nur sind hier diese Stränge mehr homogen geworden und an den Rändern mit Vakuolen besetzt. Mitosen und Regenerationserscheinungen sind nicht zu beobachten.

*e*) Canis familiaris III. 5. Tag, 96 1/2 Stunden post partum.

1. Präparat. Chromessigsäure-Sublimat. Eosin-Hämatoxylin.

Dasselbe entstammt der Uteruswand neben der Placentarstelle. Die Epitheldecke ist vollständig, die Zellen enthalten fast alle einen chromatinarmen, gezackten Kern, zuweilen mehrere Kerne, und ihr Protoplasma ist ganz von Granulis durchsetzt. In allen diesen Einzelheiten, ferner in Bezug auf die Rindenschicht (Cuticula), das Fehlen der Mitosen, die Vakuolen im Epithel entspricht also dieses Präparat durchaus dem zuletzt beschriebenen.

2. Präparat. Kleinenbergsche Mischung. Eosin-Hämatoxylin.

Es entspricht im wesentlichen dem vorigen Präparat, zeigt aber eine bemerkenswerte Besonderheit. Dicht unter dem Epithel liegen rot gefärbte, zerfallende Massen, die wohl Extravasaten ihren Ursprung verdanken. Das Epithel über denselben zeigt nun gar keine Zellgrenzen mehr, die Kerne sind ganz schattenhaft geworden, die Zellen sind vielfach schon zerflossen, kurz hier liegt offenbar zerfallendes Epithel vor, welches aber nach den Seiten und unten noch mit gut erhaltenem Uterusepithel zusammenhängt. Auch in den tieferen Epithellagen der Drüsen sind freilich gelegentlich Degenerationserscheinungen vorhanden: grosse kugelige Protoplasmamassen mit mehreren Kernen oder mit einem grossen unregelmässig

gestalteten Kern, also Riesenzellen, wie sie in zerfallendem Zellmaterial öfter beobachtet werden.

*f*) Canis familiaris IV. 7. Tag, 144 Stunden post partum.

1. Präparat. Chromessigsäure Borax-Karmin.

Dasselbe entstammt der Uteruswand neben der Placentarstelle und zeigt im wesentlichen wieder dieselben Erscheinungen, wie sie vom 5. Tage beschrieben wurden. Ganz dasselbe gilt von einem

2. Präparat. Sublimat-Chromessigsäure. Borax-Karmin.

Trotz vielen Suchens ist es mir nicht gelungen, in diesem und dem vorigen Präparat Mitosen zu finden.

## E. Zusammenfassende Besprechung der Befunde.

Der von Huxley eingeführte Begriff „Deciduata", der jetzt zur Klassifikation der Säuger allgemein Verwendung findet, darf seine Merkmale bekanntlich nicht von den Erscheinungen am Menschen herleiten, da hier nach der Geburt wesentlich andere Verhältnisse vorliegen, als bei der grossen Mehrzahl der Deciduata. Allgemeine Geltung für alle Deciduaten hat nur die eine Thatsache, dass bei der Geburt ein Teil der Uterinschleimhaut als Decidua abgestossen wird (Kölliker, 49 a, p. 362, O. Hertwig, p. 221, Bonnet (10), p. 238 und p. 272). Wie Kölliker (49 a, p. 362) mit Recht hervorhebt, löst sich nur bei wenigen Geschöpfen (Mensch, höhere Affen?) die ganze Uterinschleimhaut (Decidua placentalis s. serotina, Decidua vera und Decidua reflexa) ab, „während bei den übrigen Deciduaten nur der Teil der Schleimhaut verloren geht, welcher an der Bildung der Placenta Anteil nimmt, der übrige Teil nicht, mit Ausnahme der Andeutungen von Reflexa, die bei vielen Gattungen vorkommen; es fehlt somit diesen Tieren nicht bloss eine vollständigere Reflexa, sondern und vor allem auch eine Decidua vera." Bei den Tieren, die keine echte Placenta bilden (Schwein,

Wiederkäuer) kann bei der Geburt wohl ein Teil des Epithels der Gruben, in denen sie stecken, verloren gehen (Turner), aber ein typischer Verlust der Uterinschleimhaut kommt hier überhaupt nicht vor.

Diesen Angaben Köllikers stimmen von den neuesten Untersuchern Duval und Strahl bei. In seiner kurzen Mitteilung über die Regeneration des Uterusepithels nach der Geburt bemerkt Duval in einer Anmerkung ausdrücklich, dass bei Nagetieren eine Decidua vera gar nicht vorkommt (21, p. 697). Strahl fand im Uterus der Katze und der Hündin post partum ein durch die ganze Lichtung reichendes Epithel, welches nur an den Placentarstellen noch defekt oder ganz unterbrochen war (87, p. 511—512); ähnliches gilt von Nagern. Fleischmann dagegen berichtet, dass bei der Katze 10 Tage nach dem Wurf die Wand des Tragsackes nur noch aus reiner Muskelwand besteht, deren innere Fläche Bindegewebe überzieht; die freie Oberfläche ist nicht vom Epithel überzogen (30, p. 70).

Für den Menschen giebt Friedländer (33, p. 25) an, dass sich am Ende der Schwangerschaft und auch post partum „Epithel der Regel nach nur in den unteren Lagen der Drüsenschicht findet", während nach Langhans (52, p. 293 ff.) nach der Abstossung der gesamten Grosszellenschicht der Decidua post partum die Innenfläche des Uterus infolge der Eröffnung der Drüsenräume grösstenteils mit Epithel ausgekleidet ist.

Ich selber fand bei Nagern (Meerschweinchen und Kaninchen) mit Duval[1]) und Strahl am ersten Tage nach der Geburt das Lumen des Uterus mit einer kontinierlichen, aber auf weite Strecken hin abgeplatteten Epitheldecke überzogen,

[1]) Wie Duval bemerkt, gelangten auch Straus und Sanchez-Toledo (Recherches microbiologiques sur l'utérus après la parturition physiologique; Annales de l'institut Pasteur 1889, pag. 426) durch Experimente und mikroskopische Untersuchung beim Kaninchen zu demselben Resultat.

die nur an der Placentarstelle (Kaninchen) unterbrochen war. Dasselbe fanden wir bei der Katze (am 2. Tage) und beim Hunde (am 1. Tage).

Hier ist nun zunächst die Frage aufzuwerfen und zu beantworten, ob diese Epitheldecke als altes Epithel während und nach der Gravidität persistierte, oder ob es etwa schon regeneriert ist.

Durch die früher erwähnten Untersuchungen von Klebs, Peters, Ribbert, Barfurth u. a. über die Epithelregeneration ist festgestellt worden, dass nach Herstellung eines Epitheldefektes die persistierenden Zellen der Wundränder zunächst provisorisch die Wundstelle dadurch bedecken, dass sie unter Abplattung und Aussendung amoeboider Fortsätze sich ausbreiten und verschieben, bis die Defektfläche neu belegt ist. Es liegt nun nahe, in der Uterusschleimhaut der genannten Tiere ähnliche Vorgänge anzunehmen, weil auch hier grosse Partien der Schleimhaut mit platten Epithelien bedeckt sind.

Andererseits aber ist zu bedenken, dass das Epithel schon während der Gravidität durch die starke Ausdehnung der Uteruswand abgeplattet wird, wie neuerdings Strahl (88 a, V, p. 130, p. 138) und Lüsebrink (59, p. 169, p. 177) ausdrücklich hervorheben. Freilich fällt die starke Ausdehnung der Uteruswand als ursächliches Moment für die Epithelabplattung mit der Geburt der Embryonen weg. „C'est qu'en effet, la cavité utérine, énormément dilatée pendant la gestation, se réduit à un calibre relativement très petit après la parturition, et par suite la muqueuse est plus étendue qu'il ne faut pour revêtir les parois de cette cavité si réduite; elle forme des plis et glisse sur la plaie placentaire qu'elle recouvre," sagt Duval vom Kaninchen (21, p. 697—698). Wenn schon diese Thatsache gegen die Ausdehnung als Ursache der Abplattung spricht, so kann man ferner noch dagegen die Beobachtung geltend machen, dass durchaus nicht alle Epithelzellen platt sind, sondern dass

man einzelne Nester gut erhaltenen normalen Cylinderepithels auf der Schleimhaut post partum nachweisen kann, wie sich aus den mikroskopischen Befunden ergiebt.

Endlich darf man auch nicht den Einwand erheben, dass die platt gewordenen Epithelien so schnell nach der Geburt noch keine Zeit gehabt hätten, ihre normale Cylinderform wieder anzunehmen. Wir wissen, dass die Epithelien im Ösophagus und der Blase bei starker physiologischer Ausdehnung des Organs sich abplatten, aber unmittelbar nach Aufhebung der Wandspannung ihre frühere höhere Form wieder annehmen.

Demgemäss komme ich zu dem Schluss, dass die platte Form der Epithelien an unserem Objekt nicht sowohl durch passive Ausdehnung, als durch ein aktives Ausbreiten derselben herbeigeführt ist und dass in dieser Erscheinung die provisorische Wundbedeckung bei der Regeneration zu sehen ist.

Auf alle Fälle aber ist das vorgefundene Epithel als altes persistierendes, „verjüngtes" Uterusepithel anzusehen, nicht als neugebildetes; wir werden sehen, dass die Neubildung an das spätere Auftreten von Mitosen geknüpft ist.

Die Thatsache, dass man unmittelbar nach der Geburt bei echten Deciduaten die Uterinschleimhaut — mit Ausnahme vielleicht der Placentarstelle — von einer kontinuierlichen Epithelschicht bedeckt findet, hat etwas überraschendes, und mehrere neuere Beobachter haben ihrem Erstaunen darüber Ausdruck gegeben. Für die Nager sucht Duval eine Erklärung dafür in der beträchtlichen Kontraktion des Uterus, die eine Verringerung der Lichtung und eine Verschiebung (glissement) der Schleimhaut bedingen, so dass beim Kaninchen nach Duval (22, p. 42 und 43) auch die Placentarstelle sofort von Epithel bedeckt wird; bei Ratte und Maus bleibt freilich an dieser Stelle eine unbedeckte Wunde zurück, die durch Epithel-

regeneration zu decken ist. Wie diese nach Duval verläuft, wurde im Eingange mitgeteilt (21, p. 698).

Strahl erklärt sich dieselbe Thatsache so, dass das alte Uterusepithel (besonders bei Raubtieren) in grösster Ausdehnung erhalten bleibt und nur zum Teil in den Drüsen zerfällt (88 a, V, p. 154). In Bezug auf die Nager teilt er mit, dass die Eikammern gegen Ende der Tragzeit ganz von Epithel ausgekleidet werden und dass die Haftstelle der Placenta relativ klein ist (87, p. 517). „Demgemäss ist post partum eine fast vollkommene mit Epithel bedeckte Schleimhaut vorhanden und der Defekt an der Placentarstelle so klein, dass zu seiner Überbrückung durch die Epithelien nur wenig Material und demgemäss, da dieses bald durch Vermehrung der Zellen geliefert wird, auch nur wenig Zeit nötig ist (87, p. 517). Hiernach verlegt also Strahl in ähnlicher Weise wie Langhans einen Teil der regenerativen Vorgänge in die Zeit vor der Geburt. Meine Beobachtungen führen mich zu einer gleichen Auffassung: da man schon 6 Stunden nach der Geburt (Cavia) eine ununterbrochene Epitheldecke findet, kann man schon aus diesem Grunde nicht annehmen, dass diese ungeheure Zahl von Zellen neugebildet wurde, zumal ich in dieser Epithelschicht keine Mitosen fand. Ich komme also zu dem Schluss, dass wir in diesem Epithelbelag präexistente Uterusepithelien vor uns haben, die vielfach durch Ausbreitung über die defekten Stellen eine platte Gestalt angenommen haben.

In diesem Epithel machen sich nun mancherlei Vorgänge bemerkbar, wie sie in ähnlicher Weise bei der Regeneration an anderen Objekten ebenfalls beobachtet wurden. Man kann nämlich Erscheinungen der Degeneration und Reinigung, der Ausbreitung zum Zweck provisorischer Wundbedeckung und endlich der Regeneration im engeren Sinne durch Zellvermehrung unterscheiden. Um die Dar-

stellung übersichtlicher zu machen, sollen diese Vorgänge der Reihe nach betrachtet werden, obgleich sie vielfach neben einander verlaufen.

1. Degeneration und Reinigung des Epithels.

Bei Cavia beobachtete ich nicht nur den Zerfall einzelner Epithelien (Fig. 4, *d*, *e*), die einer schon hergestellten neuen platten Epithellage (*e*) aufsassen, sondern es zeigten sich auch grössere von der Unterlage abgehobene zusammenhängende Epithelfetzen in dieser Verfassung. Das Protoplasma dieser Zellen war missfarbig (bräunlich-grau), an vielen Stellen schon auseinandergefallen und enthielt einen mattgefärbten Kern, in dem irgend eine Struktur nicht mehr nachweisbar war.

Hierher sind auch die mehrkernigen Zellen und die Zellen mit unförmlichen grossen Kernen (Polykaryocyten und Megakaryocyten) zu rechnen, die besonders bei Katze und Hund häufig sind. Ferner die stiftchenförmigen Elemente, die schon Bonnet im Epithel beim Schwein, bei der Hündin, der Stute und der Kuh sah und die sich nach ihm an der Bildung der Einahrung (Uterinmilch) beteiligen (10, p. 232). Sodann der vielfach zu beobachtende Verlust der Flimmerhaare, den ebenfalls Bonnet (während der Tragezeit) beobachtete (p. 232). Endlich bin ich der Meinung, dass auch das ungemein häufige Vorkommen von durchwandernden Leukocyten und die eigentümliche Verlagerung des Zellkerns in den peripheren Teil der Zelle (H. Virchow), der besonders beim Hunde so auffällig ist, dahin gehört. Dass freilich dieses ganze Epithel beim Hunde sollte abgestossen werden, will ich nicht behaupten; es kann recht wohl sein, dass diese abnorme Erscheinung nur vorübergehend ist.

Auch der zellige oder körnige Detritus in den Drüsen, den viele Beobachter erwähnen, gehört hierher, und endlich mag im Vorbeigehen auch auf die Resorption des Coagu-

lums hingewiesen werden, welches beim Meerschweinchen schon am 2. Tage verschwunden war.

2. Abplattung und Ausbreitung der Epithelien.

Dieser Vorgang bewirkt hier, wie an anderen Objekten, eine provisorische Bedeckung epithelfreier Stellen. Solche Stellen kommen beim Meerschweinchen und Kaninchen vor, wenn hier auch manchmal nur wenige Zellen fehlen (Fig. 6 *e*, Fig. 7 *e d*); beim Kaninchen, der Katze und dem Hunde fand ich meist grössere Defekte. An solchen Stellen sieht man mit grosser Deutlichkeit, dass die anstossenden Zellen platt werden und sich allmählich vorschieben (Fig. 6 *e*, Fig. 7 *e* und *e d*, Fig. 2 *e*, Fig. 3 *e*). Fallen die platten Kerne solcher Zellen in den Schnitt, so glaubt man oft spindelförmige Elemente (glatte Muskelfasern oder Bindegewebszellen) vor sich zu haben (Fig. 5 *a* und *b*). Die wirkliche Gestalt dieser Zellen wurde durch zwei senkrecht aufeinander stehende Schnittrichtungen (Fig. 5 *c* festgestellt.

Dass diese platten Epithelien von den präexistenten Cylinderepithelien, und nicht, wie Duval will, von bindegewebigen Zellen in der Tiefe abstammen, liess sich an zahllosen Stellen mit voller Sicherheit feststellen (Fig. 3, 6, 7). Ich stimme also Strahl zu, „dass der Epitheldefekt an der Placentarstelle durch seitliches Vorschieben des Epithels über den epithelfreien Abschnitt bewirkt wird“ (87, p. 515). Es geschieht dieses nicht nur an der Placentarstelle, sondern an allen Stellen, wo grössere und kleinere Epitheldefekte an der Oberfläche und in den Drüsen vorkommen.

3. Regeneration im engern Sinne.

Sie ist bedingt durch eine Zellvermehrung, die neues und zwar junges Zellenmaterial liefert; sie bewirkt ein dichteres Zusammendrängen der Elemente, so dass sie die platte Form aufgeben müssen und wieder cylindrisch werden.

Diese Vermehrung erfolgt hier, wie bei den sonst beobachteten Epithelregenerationen, durch mitotische Kernteilung. Die ersten Mitosen wurden beim Kaninchen 16, beim Meerschweinchen 18 Stunden post partum gefunden. Am häufigsten sind sie hier, wie auch beim Kaninchen und der Katze, am 2. und 3. Tage. Dieser Befund steht also im Einklange mit der Angabe Strahls, der am 1. und Anfange des 2. Tages vergeblich nach Mitosen suchte, sie dann aber reichlich fand (87, p. 515 und 516).

Was den Hund anbetrifft, so fand ich selbst 7 Tage post partum in den Epithelien keine normalen Mitosen. Ob das mit den früher beschriebenen degenerativen Vorgängen, speziell mit der Kernverlagerung zur Kuppe der Zelle hin, zusammenhängt, werden weitere Untersuchungen lehren.

Auf Grund der dargelegten Befunde kann ich mit Duvals Ansicht nicht einverstanden sein, dass die Regeneration des Epithels im Uterus von in der Tiefe gelagerten zelligen Elementen der bindegewebigen Grundlage der Schleimhaut ihren Ursprung nimmt; wird ja auch diese Ansicht durch keine analogen regenerativen Prozesse des Epithels bekräftigt. Duval versucht die möglichen Einwände gegen seine Erklärung damit zu beseitigen, dass er auf die gemeinsame Herkunft des Epithels und der Bindegewebszellen in der Uterusschleimhaut aus Mesoderm[1]) hinweist.

Wir wissen aber aus zahlreichen Untersuchungen über regenerative Prozesse in verschiedenartigen Geweben, dass die Quelle der Regeneration nicht die Keimblätter, sondern das Gewebe selbst vorstellt, welches in diesem Fall die Bedeutung eines spezifischen Elementes hat.

Meine Schlüsse fallen dagegen in ihren Hauptzügen mit

[1]) Hierbei ist der Unterschied von Mesoderm und Mesenchym nicht berücksichtigt.

den Resultaten der Beobachtungen Strahls zusammen. Die wichtigsten Ergebnisse fasse ich in folgende Sätze zusammen:

1. Weder bei den Nagern, noch den Raubtieren findet die Bildung einer Decidua vera statt; bei Meerschweinchen, Kaninchen, Hunden und Katzen ist die Schleimhaut des Uterus post partum teils mit platten, teils mit kubischen oder cylinderförmigen Zellen einschichtigen Epithels bedeckt, welches nur auf der Placentarstelle fehlt, während an anderen Stellen nur Defekte von ganz unbedeutender Ausdehnung vorkommen.

2. In diesem Epithel lassen sich als regressive Prozesse folgende Veränderungen beobachten: Zerfall einzelner Zellen und ganzer Zellgebiete, Auftreten von Riesenzellen, stäbchenförmige Bildungen zwischen den Cylinderzellen, Ortsveränderung der Zellkerne von unten nach oben, ein Schwund der Wimperhaare, Auflockerung des Zellverbandes und Auswanderung von Leukocyten in ungewöhnlich reichlicher Menge.

3. Die Regenerationsprozesse erfolgen von Seiten der restierenden Elemente des Epithels der Schleimhautoberfläche oder des Drüsenepithels und bestehen:

a) in einem Vorschieben der Zellen über die Oberfläche des Defektes (Strahl), wobei sich die Zellen ausbreiten und eine platte Gestalt annehmen;

b) in der Regeneration in engerem Sinne durch Vermehrung der Epithelzellen auf mitotischem Wege (Strahl), hauptsächlich in der Umgebung des Defektes. Die ersten Mitosen beobachtete ich bei Kaninchen 16, bei Meerschweinchen 18 Stunden post partum, am häufigsten bei Meerschweinchen, Kaninchen und Katzen am 2. oder 3. Tage; bei Hunden waren typische Mitosen selbst am 7. Tage post partum nicht nachzuweisen.

# Litteratur-Verzeichnis.


1. Acconi, L., Contribution à l'étude de l'anatomie et de la physiologie de l'utérus gravide. Archives de técologie. Vol. XVII. Nov. 1890.

2. Arnold, J., Epithelregeneration. Virch. Arch. Bd. 46.

3. Auvard, A., Dimension de l'oeuf et insertion du placenta. Traveaux d'Obstetr. — Paris. T. II.

4. Ayers, E. A., Studies in the decidua and retained membranes of the ovum. NewYork. Medical record. 1890. Vol. 37. No. 15.

5. Balin, J., Über das Verhalten der Blutgefässe im Uterus nach stattgehabter Geburt. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XIV.

6. Barbour, Fr., The Anatomy and relations of the Uterus during the third stage of labour and the first days of the puerperian. Edinburgh Medical Journal. 1884. Sept. 3. Taf. Oct. 3 Taf.

7. Barfurth, D., Zur Regeneration der Gewebe. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 37.

8. Barfurth, D., Über den jetzigen Stand der Regenerationslehre. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1891. I. Bd.

9. Bayer, H., Zur physiologischen u. pathologischen Morphologie der Gebärmutter, Freund, Gynäkol. Klinik I, 1885.

10. Bonnet, Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891.

11. Beneden, E. v., Recherches sur la formation des annexes foetales chez les mammifères. (Lapin et Cheiroptères.) Archives de biologie. T. 5. Fasc. 3, 5 pl.

12. Bizzozero, Über die Erzeugung und die physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugetieren. Virch. Arch. 110. Bd.

13. Bockendahl, Regeneration von Flimmerepithel. Archiv f. mikrosk. Anat. XXIV.

14. Buckler, T. H., Notes on the anatomical relations of uterine Structure. Boston med. and surg. Journal 1880.

15. Bjeltzoff, A., Zur Regeneration des Epithels der Harnblase. Virchows Arch., Bd. 97, Taf. I.

16. Colucci, Della neoformatione et riproduzione epiteliale. Mem. dell' Instituto di Bologna 1884.

17. Davidsohn, H., Über den Sitz der Placenta. Diss. Marburg 1879.

18. Demarqay, De la régénération des organes et des tissus. Paris 1874.

19. Drasch, O., Über Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Sitzungsber. der math.-naturw. Klasse d. kais. Akad. d. Wiss. zu Wien v. 16. Okt., Nr. 20.

20. Drasch, O., Zur Frage der Regeneration und der Aus- und Rückbildung der Epithelzellen. Sitzungsber. der Wiener Akad., Bd. 93, III. Abteil.

21. Duval, M., De la régénération de l'épithélium des cornes utérines après la parturition. Société de biologie Nr. 37, 19. Déc. 1890.

22. Duval, M., Le placenta des rongeurs. Journ. de l'anat. et de la phys. XXVI année 1890, Nr. 1, Nr. 4, Juillet, Août, Nov., Déc.

23. Duval, M., Le placenta des carnassiers. Journ. de l'anat. et de la physiol. XXIX année 1893, Nr. 3, Mai-Juin.

24. Düvelius, J., Zur Kenntnis der Uterinschleimhaut. Zeitschrift für Geburtshilfe u. Gynäkol. X, 1.

25. Egli, Th., Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane. Inaugural-Diss. der Univ. Basel. Zürich 1876.

26. Ellenberger, Vergleich. anatom. Untersuchungen über die histologische Einrichtung des Uterus der Tiere. Arch. f. wissensch. u. prakt. Tierheilkunde, Bd. V.

27. Engelmann, Th. W., Zur Anatomie u. Physiologie der Flimmerzellen. Pflügers Archiv, Bd. XXIII.

28. Ercolani, G. B., Nouvelles recherches sur l'anatomie normale et pathologique du placenta chez la femme et chez les mammifères. Archives italiennes de biologie. T. IV.

29. Fleischmann, A., Entwickelung u. Struktur der Placenta bei Raubtieren. Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, XXXV.

30. Fleischmann, A., Embryologische Mitteilungen, Heft I, Wiesbaden 1889 (citiert nach Strahl).

31. Flemming, Zur Kenntnis der Regeneration der Epidermis beim Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., XXIII.

32. Fraisse, Die Regeneration von Geweben u. Organen bei den Wirbeltieren. Berlin 1885.

33. Friedländer, C., Über die Innenfläche des Uterus post partum. Archiv. f. Gynäkol., Bd. IX.

34. Frommel, R., Zur Entwickelung der Decidua u. Placenta bei Mäusen. Mitteil. d. morph.-physiol. Gesellsch. zu München, 19. Juni 1883.

35. Goroschankin, Materialien zur Anatomie u. Physiologie der Uterindrüsen. Journ. für normale u. pathol. Histologie und klin. Medizin. M. Rudneffs Verlag 1876, Jan. u. Feb.

36. Griffini, L., Contribuzione alla pathologia generale del tessuto epithelico cilindrico. Osservatore: Gazzetta delle cliniche di Torino 1875.

37. Hagemann, Die Schleimhaut des Uterus. Archiv f. Gynäkologie. Bd. V, H. 2, 1873.

38. Heidenhain, M., Über Bau und Funktion der Riesenzellen (Megacaryocyten) im Knochenmark. Sitzungsber. d. Würzb. physik.-mediz. Gesellschaft 1894.

39. Heinricius, G., Über die Entwickelung und Struktur der Placenta der Katze. Mit 2 Taf. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. XXXVII.

39a. Heinricius, G., Die Entwickelung der Hundeplacenta. Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akad. zu Berlin 1889, Bd. VII, IX.

40. Heintze, Über den Bau der Placenta. Centralblatt f. die mediz. Wiss. 1875, Nr. 3.

41. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Meerschweinchens u. Kaninchens. Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1875.

42. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen u. der Wirbeltiere. Jena 1893, 4. Aufl.

43. Hoggan, The structure of the Decidua. Obstetr. Transactions XVI.

44. Kahlweiss, F., Über die Veränderung der Uterusschleimhaut während der Gravidität und deren Neugestaltung im Wochenbette. Diss. Königsberg 1877.

45. Kaschtschenko, N., Über das Epithel des menschlichen Chorion und seine Rolle bei der Histogenese der Nachgeburt. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abteil. 1884.

46. Klebs, E., Zur vergleichenden Anatomie der Placenta. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. XXXVII, Heft 2, 8. März 1891.

47. Klebs, E., Die Regeneration des Plattenepithels. Archiv f. exper. Pathol. III.

48. Klein G., Entwickelung und Rückbildung der Decidua. Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie, Bd. XXII.

49. Kölliker, A., Handbuch der Gewebelehre, 1. Bd., Leipzig 1889.

49a. Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte, 2. Auflage, 1879.

50. Küstner, O., Die Lösung der mütterlichen Eihäute vor und bei der rechtzeitigen Geburt. Arch. f. Gynäkologie, Bd. 13.

51. Kundrat u. Engelmann, Untersuchungen über die Uterusschleimhaut. Med. Jahrbücher. Wien 1873.

52. Langhans, Die Lösung der mütterlichen Eihäute. Arch. f. Gynäkologie, Bd. VIII.

53. Legay, Développement de l'utérus jusqu'à la naissance. Thèse de Lille 1884.

54. Leidig, Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

55. Leopold, Die Uterusschleimhaut im Wochenbett und ihre normale und mangelhafte Rückbildung. Arch. f. Gyn., Bd. 12.

56. Leopold, Studien über die Uterinschleimhaut während Menstruation, Schwangerschaft und Wochenbett. Arch. f. Gynäkol., Bd. 11.

57. Lieberkühn, Der grüne Saum der Hundeplacenta. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil., Bd. 5.

58. Lott, Über den feineren Bau und die physiologische Regeneration d. Epithelien, insbesondere der geschichteten Pflasterepithelien. Untersuch. aus dem Inst. f. Physiol. u. Histol. in Gratz, herausgegeben v. Rollet, 3 Heft 1873.

59. Lüsebrink, Die erste Entwickelung von Zotten in der Hundeplacenta. Aus d. anat. Institut in Marburg. Anat. Hefte, Wiesbaden 1892.

60. Mayzel, Über Regeneration des Epithels. Arbeiten, ausgef. in Labatorien der medizin. Fak. der kaiserl. Univ. Warschau, Heft 4, 1878.

61. Masquelin et Swaen, Premières phases du développement du placenta maternel chez le lapin. Archives de biologie, T. I.

62. Masius, De la génèse du placenta chez le lapin. Archives de biologie, T. IX, fasc. I.

63. Mayor, Etude histologique sur l'involution utérine. Archives de physiologie Nr. 8, 1887.

64. Minot, Ch., Sedgwick, Die Placenta des Kaninchens. Biol. Centralblatt Bd. X, Nr. 4.

65. Möricke, Die Uterusschleimhaut in den verschiedenen Altersperioden und zur Zeit der Menstruation. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. VII, 1881.

66. Müller, P, Bemerkungen über physiol. u. path. Involution des Puerperaluterus. Festschr. für Albert v. Kölliker, Leipzig, Engelmann 1887.

67. Nicolas, Note préliminaire sur la constitution de l'épithelium des trompes utérines. Journ. internat. d'anatomie et de la physiologie. T. VII, 1891.

68. Nusbaum, J., Zur Entwickelungsgeschichte der Placenta bei der Maus (weisse Varietät). Anat. Anz. Nr. 8, 1890.

69. Nussbaum, M., Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitteil. Archiv f. mikr. Anat., 29. Bd., 1887.

70. Paladino, Des premiers rapports entre l'embryon et l'utérus chez quelques mammifères. Archives ital. de biologie, T. XIII.

71. Peters, Über Regeneration des Epithels der Cornea. Dissertation, Bonn 1885.

72. Pfitzner, Zur pathologischen Anatomie des Zellkorns. Virchows Archiv, Bd. 103.

73. Plateau, Recherches sur la muqueuse utérine de quelques animaux à placente diffus. Journ. de l' anat. et de la physiol. 17. année 1881.

74. Podwyssozky, A. jun., Die Gesetze der Regeneration der Drüsenepithelien unter physiol. u. pathol. Bedingungen. Festschr. d. Medizin, Bd. V, 1887.

75. Prenant, La morphologie du placenta. La semaine médicale Nr. 43, 1890.

76. Ribbert, Über die Regeneration des Schilddrüsengewebes. Virchows Archiv, 117. Bd.

77. Ritschl, Über Heilung von Wunden des Magens, Darms u. Uterus mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der glatten Muskeln. Virch. Arch., Bd. 109.

78. Rollet, Über physiologische Regeneration der Epithelien. Sitzungsbericht des Vereins der Ärzte in Steiermark, XI.

79. Romiti, Sur l'anatomie de l'utérus en gestation. Archives ital. de biologie XV, Fasc. 2.

80. Ruge, Über die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Deciduazellen. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. VII.

81. Runge, M., Lehrbuch der Geburtshilfe. Berlin 1891, pag. 149.

82. Schroeder, Lehrbuch der Geburtshilfe. Bonn 1886, pag. 37.

83. Schröder, Der schwangere u. kreissende Uterus, Beiträge zur Ana-

tomie u. Physiologie der Geburtskunde. Unter Mitwirkung v. M. Hofmeier, C. Ruge u. C. H. Stratz. Mit Atlas. Bonn, Cohen et Sohn, 1886.

84. Sinéty de, Sur l'anatomie comparée du Placenta. Gazette médicale de Paris 1877, Nr. 15.

85. Sinéty de, Etude histologique sur la cavité utérine après la parturition. Arch. de physiol. 8. année 1876, 2 serie, T. 3.

86. Sinéty de, Sur l'epithelium de l'utérus. Société de biologie, 15. Mai 1875.

87. Strahl, Der Uterus post partum I. Anatomische Hefte, X. Heft, (III. Bd., Heft III), 1894.

88. Strahl, Placenta und Eihäute. Ergebnisse der Anatomie etc., 1891.

88a. Strahl, Untersuchungen über den Bau der Placenta I, II, III. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteilung. 1889—90. IV. Ebenda. Supplement 1890. V. Merkel und Bonnet, Anat. Hefte, 2. Heft 1892.

89. Straus et Sanchez-Toledo, Recherches microbiologiques sur l'utérus après la parturition physiologique. Annales de l'Institut Pasteur 1889.

90. Turner, Observations on the structure of the human Placenta Journ. of the Anat. a. Physiol., VII.

91. Turner, Some general observations on the placenta with especial reference to the theory of evolution. Journ. of Anat. a. physiol., Vol. II.

92. Virchow, H., Der Dottersack des Huhnes. Internationale Beiträge zur wiss. Medizin. Festschrift für R. Virchow.

93. Wheeler, Über Beschaffenheit der inneren Uterusfläche nach der Entbindung. Boston, med. a. surgic. Journ. 1893.

94. Wyder, Beiträge zur normalen u. pathol. Histologie der menschlichen Uterusschleimhaut. Arch. f. Gynäk. Bd. 13, 1878.

95. Young, On some recent observations on the development and structure of the placenta. Medical Chronicle Manchester 1891. Vol. XIV.

96. Ziegler, Lehrbuch der allgem. u. speziellen pathologischen Anatomie. Jena 1892.

97. Zielonko, Über die Entstehung u. Proliferation von Epithelien u. Endothelien. Vorl. Mitteil. Med. Centralblatt Nr. 56, 1873.

98. Zentler, Des rapports du poids du foetus au poids du placenta. Paris 1891. Thèse.

# Figuren-Erklärung.

Mit Ausnahme von Figur 1 und 8, die in unten näher bezeichneter Weise hergestellt wurden, sind sämtliche Zeichnungen mit der Camera lucida angefertigt worden.

## Tafel XXXVIII/XXXIX.

Fig. 1. Canis familiaris. Uterus am ersten Tage nach der Geburt, injiziert mit Chromessigsäure-Sublimat unter schwachem Druck. *p* Placentarstelle. Vergrösserung $^1/_2$.

Fig. 2. Cavia cobaya, Uterus, vierter Tag (78 Std.) post partum. *p* Placentarstelle, *e* Epithel; man sieht das Vorschieben der abgeplatteten Zellen über den Defekt.

Leitz, Obj. 7, Ok. 3, eingeschobener Tubus. Die Kerne der Epithelzellen wurden mit $^1/_{12}$ Immersion kontrolliert.

Fig. 3. Canis familiaris. Das Präparat stammt von der Placentarstelle *p* des in Fig. 1 dargestellten Uterushornes (erster Tag, 13—23 Stunden post partum), *g* Gerinnsel, *e'* cylindrisches Epithel, *e* plattes Epithel. Der Spalt über *e* hinaus ist noch nicht von Epithel bedeckt. Leitz, Obj. 3, Ok. 3, eingeschobener Tubus.

Fig. 4. Cavia cobaya, Uterus, erster Tag, 18 Stunden post partum. Leitz, Ok. 3, Obj. 7, eingeschobener Tubus. Sublimat-Chromessigsäure, Borax-Karmin. *d* altes degenerierendes Epithel („Decidua vera"), *e* „verjüngtes" abgeplattetes Epithel unter der abfallenden alten Schicht, *g* Gefäss, *dr* Drüse.

Fig. 5a und 5b. Cavia cobaya, Uterus, dritter Tag, 53 Stunden post partum. Kleinenbergsche Mischung, Borax-Karmin. Leitz, Obj. 7, Ok. 1, eingeschobener Tubus. 5*a* Längs-, 5*b* Querschnitt desselben Präparats und derselben Stelle, um die wirkliche Form der platten Zellen an der Oberfläche festzustellen, wie sie in der schematischen Fig. 5*c* dargestellt ist. Die Schnittrichtung ist durch die Linie *ab* und *cd* angegeben. *e* Epithel.

Fig. 6. Cavia cobaya, Uterus, erster Tag, 6 Stunden post partum. Sublimat-Chromessigsäure, Borax-Karmin. Leitz, Obj. 7, Ok. 3, eingeschobener Tubus. *a e* altes Epithel (Drüsenepithel) mit schmalen, stark tingierten Kernen, *e'* kubisches (altes) Epithel, *e* plattes („verjüngtes") Epithel.

Fig. 7. Lepus cuniculus, Uterus, 1. Tag (12—16 Stunden) post partum Sublimat-Chromessigsäure, Borax-Karmin. Leitz, Obj. 7, Ok. 1, eingeschobener Tubus.

*g* Gerinnsel, *e'* kubisches Epithel, *d r* Drüsenepithel, *d r'* Drüsenepithel, welches nach oben die erste Regeneration durch Vorschieben platter Zellen, *e d r'* vorbereitet; *e* plattes vorgeschobenes Epithel der Innenfläche des Uterus. *m* Mitose im Drüsenepithel. Die Schleimhaut bildete hier eine tiefe Falte, deren beide Wände in der Zeichnung zum Vorschein kommen.

Fig. 8. Lepus cuniculus, Uterus, 1. Tag (12—16 Stunden) post partum. Chromessigsäure, Hämatoxylin (Heidenhain). Total-Querschnitt eines injizierten Uterushorns bei zweifacher Vergrösserung zur Demonstration des Lumens und der Schleimhautfalten. Die untere Hälfte der Schleimhaut von *p* bis *p* zeigt die Stelle der Placentaanheftung.

## Tafel XL.

Fig. 9. Lepus cuniculus, Uterus 12—16 Stunden post partum. Chromessigsäure-Sublimat, Hämatoxylin-Eosin. Degeneration und Abstossung des Epithels unter Bildung von Riesenzellen. *c r* Riesenzelle (mehrkernig), aus der Epithelzelle hervorgegangen; in der Bucht liegt eine grosskernige Riesenzelle. *d r* gut erhaltenes Drüsenepithel. Weiter nach oben im Schnitt stand die Oberfläche mit einer Drüse in Verbindung, in welcher eine Mitose lag; auch die übrigen Kerne im Epithelbelag der Drüse waren normal und zeigten keine Spur von Degeneration. Leitz, Obj. 7, Ok. 3, eingeschobener Tubus.

Fig. 10. Cavia cobaya, Uterus, 16 Stunden post partum.

Chromessigsäure-Sublimat, Hämatoxylin-Orange.

Degenerationserscheinungen im Epithel, besonders Bildung von Stiftchenzellen (Bonnet), die hier und auch bei Kaninchen und Katze sehr häufig sind. *st* Stiftchenzellen, *dr* Drüse. Leitz, Obj. 7, Ok. 3, eingeschobener Tubus.

Fig. 11. Felis domestica, Uterus 57 Stunden post partum. Chromessigsäure, Orange-Hämatoxylin.

Abplattung und Vorschieben des Epithels über einen kleinen Defekt *(df)*, *m* Mitose. Leitz, 1/12 Immersion, Ok. 1, eingeschobener Tubus.

Fig. 12. Canis familiaris. Uterus, 7. Tag, post partum.

Chromessigsäure-Sublimat, Hämatoxylin-Eosin.

Vorspringende Zotte des Uterinepithels, oben noch mit einem Gerinnselrest (*g*) bedeckt; man sieht degenerative Erscheinungen im Epithel: Verlagerung der Kerne in die Kuppen der Zellen (H. Virchow), Schrumpfung der Kerne. Bildung mehrkerniger Zellen (*rz*), Vakuolen (*v*). Im Protoplasma der Zellen sieht man kleine rundliche Gebilde, an einzelnen Zellen sind die Flimmer (*fl*) erhalten. Regenerationserscheinungen waren hier nicht direkt wahrzunehmen; einzelne Zellen des Epithelbelags sind aber durch vollkommen normale Kerne ausgezeichnet. Zwischen den Epithelzellen Reste durchwandernder Leukocyten (*l*).

Leitz, Obj. 7, Ok. 1, eingeschobener Tubus.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 1AXS Z